MAX WEBER

DIE SÄUGETIERE

II

UNIVERSITY
LIBRARY
NOTTINGHAM

Author WEBER
Class Mark S/ QL703
Book No. 514613

UNIVERSITY
OF NOTTINGHAM
LIBRARY
Science Library

61 0107426 4
UNIVERSITY OF NOTTINGHAM
WITHDRAWN
FROM THE LIBRARY
UNIVERSITY OF NOTTINGHAM
WITHDRAWN
FROM THE LIBRARY

DIE SÄUGETIERE

EINFÜHRUNG

IN

DIE ANATOMIE UND SYSTEMATIK DER RECENTEN UND FOSSILEN MAMMALIA

VON

Dr. MAX WEBER

PROFESSOR EMERITUS DER ZOOLOGIE IN AMSTERDAM

ZWEITE AUFLAGE

BAND II

SYSTEMATISCHER TEIL

MIT 573 ABBILDUNGEN IM TEXT

UNIVERSITY
LIBRARY
NOTTINGHAM

NACHDRUCK 1967
A. ASHER & CO.
AMSTERDAM

DIE SÄUGETIERE

EINFÜHRUNG

IN

DIE ANATOMIE UND SYSTEMATIK DER RECENTEN UND FOSSILEN MAMMALIA

VON

DR. MAX WEBER

PROFESSOR EMERITUS DER ZOOLOGIE IN AMSTERDAM

ZWEITE AUFLAGE

UNTER MITWIRKUNG VON

DR. OTHENIO ABEL UND DR. H. M. DE BURLET

PROFESSOR DER PALÄOBIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT WIEN

PROSEKTOR AN DER REICHSUNIVERSITÄT UTRECHT

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

1928

512613
Con.

Den Förderern der Säugetierkunde

PROF. H. F. OSBORN
PROF. W. D. MATTHEW
PROF. W. K. GREGORY

gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2023 with funding from
Kahle/Austin Foundation

https://archive.org/details/diesaugetiereein0000mweb

Vorwort.

Art und Entstehung dieses Werkes wurde im Vorwort zum ersten Bande dargelegt. Hier seien nur einzelne Punkte, die auf diesen zweiten Band sich beziehen, erörtert.

Zunächst die heikle Angelegenheit der Nomenklatur, die in einem Werke, das sich mit Systematik beschäftigt, solch eine wichtige Rolle spielt. Nach Möglichkeit habe ich danach gestrebt, den modernen Nomenklaturregeln zu folgen; oft mit schwerem Herzen, da es nicht immer ein wissenschaftlicher Fortschritt ist, linguistische Unkenntnis oder Geschmacklosigkeit früherer Autoren zu beständigen.

Wichtiger aber sind andere Folgen der Durchführung der Prioritätsregeln.

Das vorliegende Werk ist nicht nur für Mammologen geschrieben. Eher für Zoologen und Anatomen im allgemeinen, die sich über Säugetiere orientieren wollen. Sie sind aus der ihnen geläufigen Literatur an Namen gewöhnt, die heute zum Teil verpönt sind. Es galt ihnen die heutige Nomenklatur zugänglich zu machen, ohne die Benutzung der früheren Literatur zu schädigen. Dies wäre der Fall gewesen, wenn ich — um nur einige Beispiele zu nennen — einfach das Kaninchen Oryctolagus cuniculus, die Hausratte Epimys rattus, die Wanderratte Epimys norvegicus, das Wiesel Martes nivalis, die Wasserspitzmaus Neomys statt Crossopus, Midas Mystax, Mycetes Alouatta genannt hätte. Um den Zusammenhang mit der früheren Literatur zu wahren, setzte ich daher neben den heute geforderten Namen, den früher gebrauchten.

Weiter sei mit Nachdruck hervorgehoben, daß unser Werk sich nicht anmaßt, ein Bestimmungsbuch für Säugetiere zu sein. Seine taxonomischen Abschnitte wollen nur allgemein orientieren, indem sie bekanntere oder sonstwie wichtige Tiere nennen und die wichtigsten Genera in ihrer Zusammenfassung zu größeren G ıppen vorführen.

Das gilt auch ausgesprochen für die paläontologischen Abschnitte, die, wie ihr Name besagt, beabsichtigen ein Bild der Vorgeschichte der Ordnungen oder Familien zu geben.

In dankenswerter Weise hat Herr Prof. O. Abel daneben Faunentabellen der vorzeitlichen Säugetiere gegeben. Des Raumes wegen sind

sie auf Europa und Amerika beschränkt. Die anderen Faunengebiete kommen ja auch weit weniger in Betracht.

Bereits im Vorwort zum ersten Bande war es eine angenehme Pflicht, manches Dankeswort auszusprechen.

Hier möchte ich rühmend der Freundlichkeit von Herrn Prof. W. B. Scott in Princeton gedenken, der noch nicht veröffentlichte wertvolle Figuren von Astrapotherium zur Aufnahme in diesen Band zur Verfügung stellte.

Den hohen Anforderungen, welche der zweite Band durch seine zahlreichen Tabellen und anderswie an die Drucklegung stellte, kam die Druckerei des Herrn Anton Kämpfe in rühmlicher Weise entgegen. Ihr gebührt ein Wort aufrichtigen Dankes, ebenso wie dem verständnisvollen Entgegenkommen des Verlegers, Herrn Dr. Gustav Fischer, dem keine Mühe zuviel war, es nach Wunsch auszustatten.

Eerbeek, März 1928.

Max Weber.

Inhalt.

Seite

Vorwort.

Übersicht der recenten und vorzeitlichen Familien der Säugetiere und ihre Anordnung zu größeren Gruppen XII

Die tertiären Landsäugetierfaunen Europas XVII

Die tertiären Landsäugetierfaunen Nordamerikas XXII

Systematischer Teil.

Einleitung 1

Taxonomie und Stufenfolge der recenten Mammalia 4

Geographische Verbreitung der Säugetiere 7

I. **Unterklasse: Monotremata** 22

I. **Ordnung: Monotremata** 22

Taxonomie 41. Vorgeschichte 42.

II. **Unterklasse: Marsupialia** 45

II. **Ordnung: Marsupialia** 45

Geographische Verbreitung 69. Taxonomie 70. Vorgeschichte 79. Multituberculata 84. Mesozoische Säugetiere 86. Triconodonta 86. Trituberculata 87. Anfänge der Monodelphia 88. Herkunft der australischen Marsupialia 90.

III. **Unterklasse: Monodelphia** 93

III. **Ordnung: Insectivora** 93

Geographische Verbreitung 112. Taxonomie 112. Tabellarische Übersicht 114. Vorgeschichte 122.

IV. **Ordnung: Chiroptera** 129

Geographische Verbreitung 148. Tabellarische Übersicht 149. Taxonomie 149. Vorgeschichte 158.

V. **Ordnung: Dermoptera** 161

Geographische Verbreitung 166. Taxonomie 166. Vorgeschichte 167.

VI. **Ordnung: +Tillodontia** 168

Überordnung: Edentata 170

VII. **Ordnung: Pholidota** 173

Geographische Verbreitung 183. Taxonomie 184. Vorgeschichte 185.

VIII. **Ordnung: Xenarthra** 187

Geographische Verbreitung 215. Taxonomie 216. Tabellarische Übersicht 217. Vorgeschichte 221. +Glyptodontidae 227. +Gravigrada 229. +Ganodonta 235. +Palaeanodonta 237.

IX. **Ordnung: Rodentia** 238

Geographische Verbreitung 262. Taxonomie 265. Tabellarische Übersichten 267. Vorgeschichte 292.

X. **Ordnung: Carnivora** 299

I. ***Unterordnung: Carnivora Fissipedia*** 300

Geographische Verbreitung 316. Taxonomie 317. Tabellarische Übersicht 318. Vorgeschichte: +Creodonta 336.

II. ***Unterordnung: Carnivora Pinnipedia*** 342

Geographische Verbreitung 349. Taxonomie 349. Vorgeschichte 353.

Seite

XI. **Ordnung: Cetacea** 354
Geographische Verbreitung 389. Tabellarische Übersicht 389. Taxonomie 390. Vorgeschichte 395.

Überordnung: Ungulata 410
System derselben 421. Tabellarische Übersicht der Ordnungen 426.

XII. **Ordnung: Subungulata** 425

I. *Unterordnung: Hyracoidea* 425
Geographische Verbreitung 436. Taxonomie 436. Vorgeschichte 437.

II. *Unterordnung: +Embrithopoda* 440

III. *Unterordnung: Proboscidea* 445
Taxonomie 458. Vorgeschichte 458.

IV. *Unterordnung: Sirenia* 479
Geographische Verbreitung 494. Taxonomie 494. Vorgeschichte 496.

XIII. **Ordnung: +Notoungulata** 504

I. *Unterordnung: Typotheria* 506

II. *Unterordnung: Toxodontia* 507

III. *Unterordnung: Entelonychia* 509

IV. *Unterordnung: Astrapotherioidea* 512

XIV. **Ordnung: +Pyrotheria** 515

XV. **Ordnung: Artiodactyla** 517
Übersicht der recenten Artiodactyla 538. Synopsis der recenten und fossilen Artiodactyla 539.

I. *Unterordnung: +Bunoselenodontia* 539

II. *Unterordnung: Neobunodontia* 545
1. Fam.: Hippopotamidae 545. Vorgeschichte 547. 2. Fam.: Suidae 547. Taxonomie 549. Vorgeschichte 553.

III. *Unterordnung: Selenodontia* 554
1. Überfam.: Tylopoda 555. Vorgeschichte 559. — 2. Überfam.: Traguloidea 562. Vorgeschichte 564. — 3. Überfam.: Pecora 565. — 1. Fam.: Cervidae 567. Vorgeschichte 575. — 2. Fam.: Bovidae 581. — 3. Fam.: Giraffidae 595. Vorgeschichte 598. — 4. Fam.: +Hypertragulidae 599. — 5. Fam.: +Oreodontidae 608. — 6. Fam.: +Xiphodontidae 613.

IV. *Unterordnung: +Hypoconifera* 616

V. *Unterordnung: +Caenotherioidea* 623

XVI. **Ordnung: Mesaxonia** 625
Systematische Übersicht 626.

I. *Unterordnung: +Protungulata* 626
1. Mioclaenidae 628. — 2. Hyopsodontidae 628. — 3. Phenacodontidae 629. — 4. Meniscotheriidae 630. — 5. Pleuraspidotheriidae 631.

II. *Unterordnung: Perissodactyla* 631
Geographische Verbreitung 649. Taxonomie 649. Tabellarische Übersicht 650. Vorgeschichte 658. — 1. Überfam.: Tapiroidea 659. — 2. Überfam.: Rhinocerotoidea 661. — 3. Überfam.: Hippoidea 674. — 4. Überfam.: +Titanotherioidea 684.

III. *Unterordnung: +Ancylopoda* 686

IV. *Unterordnung: +Amblypoda* 690

V. *Unterordnung: +Litopterna* 695

XVII. **Ordnung: Tubulidentata** 700
Geographische Verbreitung 711. Taxonomie 711. Vorgeschichte 711.

Seite

XVIII. **Ordnung: Primates** 714
Synopsis der recenten Primaten 716.

I. ***Unterordnung: Lemuroidea*** 718
Geographische Verbreitung 734. Taxonomie 734. Dichotomische Übersicht 735. Vorgeschichte 739.

II. ***Unterordnung: Tarsioidea*** 746
Taxonomie 753. Vorgeschichte 753.

III. ***Unterordnung: Anthropoidea*** 760
Dichotomische Übersicht 784. — 1. Überfam.: Platyrrhina 783. — 1. Fam.: Hapalidae 783. — 2. Fam.: Cebidae 788. Vorgeschichte 796. — 2. Überfam.: Catarrhina 797. — 1. Fam.: Cercopithecidae 799. Geographische Verbreitung 800. Taxonomie 801. — 2. Fam.: Hylobatidae 807. Geographische Verbreitung 810. Taxonomie 811. — 3. Fam.: Anthropomorphae 811. Geographische Verbreitung 822. Taxonomie 822. Vorgeschichte 824.

Schlußwort 835

Literaturverzeichnis 840

Alphabetisches Register 880

Übersicht

der recenten und vorzeitlichen Familien der Säugetiere und ihre Anordnung zu größeren Gruppen.

Vergleichung dieser „Übersicht“ mit einer gleichartigen der recenten Familien der Säugetiere im ersten Bande dieses Werkes bietet einige Unterschiede dar in der taxonomischen Bewertung einiger Abteilungen. Ähnlich ist in vorliegender Übersicht einzelnen Abteilungen der Wert einer Familie zuerkannt, z. B. den Ziphiidae, während ihr im taxonomischen Text nur der Rang einer Unterfamilie zugeteilt ist. Beides erklärt sich aus der Aufnahme ausgestorbener Vertreter in dieser Übersicht. Hat sie in einer Abteilung recenter Säugetiere statt, so kann diese dadurch inhaltreicher werden und eine höhere Rangstufe fordern.

Aufnahme der vorzeitlichen Säugetiere in diese Übersicht machte es ferner wünschenswert hier und da die Reihenfolge der Familien zu ändern.

A. Prototheria (s. S. 4).

Incertae sedis: + **Protodonta** Osborn. (+ Dromatherium, + Microconodon usw.)

I. Unterklasse: Monotremata.

I. Ordnung: **Monotremata**		Echidnidae Ornithorhynchidae + Desmostylidae

B. Theria (s. S. 4).

Incertae sedis: + **Triconodonta** s. l. — + Triconodonta s. str.; + Symmetrodonta; + Trituberculata (Pantotheria Marsh p.p.)

II. Unterklasse: Marsupialia.

II. Ordnung: **Marsupialia**	1. Unterordnung: **Polyprotodontia**	1. Überfamilie: **Didelphoidea**	+ Microbiotheriidae Didelphyidae Dasyuridae + Necrolestidae ? + Prothylacinidae Thylacinidae Myrmecobiidae Notoryctidae
		2. Überfamilie: **Perameloidea**	Peramelidae
	2. Unterordnung: **Caenolestoidea** (Paucituberculata Amegh.)		Caenolestidae + Epanorthidae
	3. Unterordnung: **Diprotodontia**	1. Überfamilie: **Phalangeroidea**	Phalangeridae Hypsiprymnodontidae Macropodidae
		2. Überfamilie: **Phascolarctoidea**	Phascolarctidae + Thylacoleonidae + Diprotodontidae
	4. Unterordnung: + **Multituberculata** (Allotheria Marsh)		+ Plagiaulacidae + Tritylodontidae ?

III. Unterklasse: Monodelphia.

III. Ordnung: Insectivora

- Incertae sedis
  - +Pantolestidae Matth.
  - +Deltatheriidae Matth. et Gr.
  - +Zalambdalestidae Matth. et Gr.
- I. Unterordnung: **Menotyphla**
  - Tupaiidae
  - Macroscelididae
  - +Plesiadapidae ?
  - +Adapisoricidae ?
- II. Unterordnung: **Lipotyphla**
  - 1. Überfamilie: **Centetoidea**
    - Chrysochloridae
    - +Apternodidae
    - +Dimylidae ?
    - Centetidae
    - Solenodontidae
  - 2. Überfamilie: **Erinaceoidea**
    - +Leptictidae
    - Erinaceidae
  - 3. Überfamilie: **Soricoidea**
    - Soricidae
    - Talpidae

IV. Ordnung: Chiroptera

- 1. Unterordnung: **Megachiroptera**
  - Pteropodidae
- 2. Unterordnung: **Microchiroptera**
  - +Archaeonycteridae
  - +Palaeochiropterygidae
  - 1. Tribus: **Rhinolophoidea**
    - Megadermatidae
    - Rhinolophidae
  - 2. Tribus: **Phyllostomatoidea**
    - Phyllostomatidae
    - Chilonycteridae
    - Desmodontidae
  - 3. Tribus: **Emballonuroidea**
    - Rhinopomatidae
    - Emballonuridae
    - Noctilionidae
  - 4. Tribus: **Vespertilionoidea**
    - Vespertilionidae
    - Natalidae
    - Myzopodidae
    - Molossidae

V. Ordnung: Dermoptera

- Galeopithecidae

VI. Ordnung: Tillodontia

- +Esthonychidae

Überordnung: **Edentata**

VII. Ordnung: Pholidota

- Manidae

VIII. Ordnung: Xenarthra

- 1. Unterordnung: **+Palaeanodonta**
  - +Metachiromyidae
- 2. Unterordnung: **Hicanodonta**
  - Dasypodidae
  - +Glyptodontidae
- 3. Unterordnung: **Anicanodonta**
  - +Gravigrada
  - Bradypodidae
  - Myrmecophagidae

IX. Ordnung: Rodentia

- 1. Unterordnung: **Duplicidentata**
  - Ochotonidae
  - Leporidae
- 2. Unterordnung: **Simplicidentata**
  - 1. Tribus: **Haplodontoidea**
    - +Ischyromyidae
    - Haplodontidae
    - +Mylagaulidae
  - 2. Tribus: **Sciuroidea**
    - Sciuridae
    - Pteromyidae
    - Xeridae
    - Tamiidae
    - Marmotidae
  - 3. Tribus: **Castoroidea**
    - Castoridae
    - +Castoroïdidae
  - 4. Tribus: **Geomyoidea**
    - Heteromyidae
    - Geomyidae
  - 5. Tribus: **Anomaluroidea**
    - +Pseudosciuridae
    - +Theridomyidae
    - Anomaluridae
    - Pedetidae
  - 6. Tribus: **Myoxoidea**
    - Myoxidae
    - Platacanthomyidae
  - 7. Tribus: **Dipodoidea**
    - Sicistidae
    - Dipodidae
  - 8. Tribus: **Myoidea**
    - Spalacidae
    - Nesomyidae
    - Muridae
  - 9. Tribus: **Bathyergoidea**
    - Bathyergidae
  - 10. Tribus: **Hystricoidea**
    - Hystricidae
    - Erethizontidae
    - Caviidae
    - Chinchillidae
    - Capromyidae
    - Octodontidae
    - Ctenodactylidae
    - Thrynomyidae

X. Ordnung: Carnivora

- 1. Unterordnung: **+Creodonta**
  - 1. Tribus: **+Procreodi**
    - +Oxyclaenidae
  - 2. Tribus: **+Acreodi**
    - +Thriisodontidae
    - +Mesonychidae
  - 3. Tribus: **+Pseudocreodi**
    - +Oxyaenidae
    - +Hyaenodontidae
  - 4. Tribus: **+Eucreodi**
    - Arctocyonidae
    - +Miacidae
- 2. Unterordnung: **Fissipedia**
  - 1. Überfamilie: **Herpestoidea**
    - Felidae
    - Viverridae
    - Hyaenidae
  - 2. Überfamilie: **Arctoidea**
    - Canidae
    - Procyonidae
    - Ursidae
    - Mustelidae
- 3. Unterordnung: **Pinnipedia**
  - Otariidae
  - Odobenidae
  - Phocidae

- Überordnung: **Ungulata**
  - XI. Ordnung: **Cetacea**
    - 1. Unterordnung: **+Archaeoceti**
      - +Zeuglodontidae
      - +Microzeuglodontidae
      - +Patriocetidae
      - +Agorophiidae
    - 2. Unterordnung: **Mystacoceti**
      - Balaenidae
      - Rhachianectidae
      - Balaenopteridae
    - 3. Unterordnung: **Odontoceti**
      - 1. Überfamilie: **Squaloceti**
        - +Squalodontidae
        - +Acrodelphidae
        - +Eurhinodelphidae
        - Physeteridae
        - Ziphiidae
        - Platanistidae
      - 2. Überfamilie: **Delphinoceti**
        - Delphinapteridae
        - Delphinidae
  - XII. Ordnung: **Subungulata**
    - 1. Unterordnung: **Hyracoidea**
      - Hyracidae
      - +Saghatheriidae
    - 2. Unterordnung: **+Embrithopoda**
      - +Arsinoitheriidae
    - 3. Unterordnung: **Proboscidea**
      - +Moeritheriidae
      - +Barytheriidae
      - +Dinotheriidae
      - +Mastodontidae
      - +Amebelodontidae
      - Elephantidae
    - 4. Unterordnung: **Sirenia**
      - Manatidae
      - Halicoridae
      - +Rhytinidae
  - XIII. Ordnung: **+Notoungulata**
    - 1. Unterordnung: **+Typotheria**
      - +Notopithecidae
      - +Interatheriidae
      - +Hegetotheriidae
      - +Typotheriidae
    - 2. Unterordnung: **+Toxodontia**
      - +Acoelodidae
      - +Notohippidae
      - +Nesodontidae
      - +Toxodontidae
    - 3. Unterordnung: **+Entelonychia**
      - +Arctostylopidae
      - +Notostylopidae
      - +Isotemnidae
      - +Leontiniidae
      - +Homalodontotheriidae
    - 4. Unterordnung: **+Astrapotherioidea**
      - +Trigonostylopidae
      - +Astrapotheriidae
  - XIV. Ordnung: **+Pyrotheria**
    - +Pyrotheriidae

- **Überordnung: Ungulata**
  - XV. Ordnung: **Artiodactyla** (Paraxonia)
    - 1. Unterordnung: **+Bunoselenodontia**
      - +Anthracotheriidae
      - +Anoplotheriidae
    - 2. Unterordnung: **Neobunodontia**
      - Hippopotamidae
      - Suidae
    - 3 Unterordnung: **Selenodontia** (Ruminantia)
      - 1. Überfamilie: **Tylopoda**
        - Camelidae
      - 2. Überfamilie: **Traguloidea**
        - Tragulidae
        - +Gelocidae
      - 3. Überfamilie: **Pecora**
        - Cervidae
        - Bovidae
        - Giraffidae
      - +Hypertragulidae
      - +Oreodontidae
      - +Xiphodontidae
    - 4. Unterordnung: **+Hypoconifera**
      - +Dichobunidae
      - +Elotheriidae
    - 5. Unterordnung: **+Caenotherioidea**
      - +Caenotheriidae
  - XVI. Ordnung: **Mesaxonia**
    - 1. Unterordnung: **+Protungulata**
      - +Mioclaenidae
      - +Hyopsodontidae
      - +Phenacodontidae
      - +Meniscotheriidae
      - +Pleuraspidotheriidae
    - 2. Unterordnung: **Perissodactyla**
      - 1. Überfamilie: **Tapiroidea**
        - Tapiridae
        - +Lophiodontidae
      - 2. Überfamilie: **Rhinocerotoidea**
        - +Hyracodontidae
        - +Amynodontidae
        - Rhinocerotidae
        - +Elasmotheriidae
        - +Baluchitheriidae
      - 3. Überfamilie: **Hippoidea**
        - +Palaeohippidae
        - Equidae
      - 4. Überfamilie: **+Titanotherioidea**
        - +Palaeosyopidae
        - +Titanotheriidae
    - 3. Unterordnung: **+Ancylopoda**
      - +Chalicotheriidae
    - 4. Unterordnung: **+Amblypoda**
      - +Periptychidae
      - +Pantolambdidae
      - +Coryphodontidae
      - +Dinoceratidae
    - 5. Unterordnung: **+Litopterna**
      - +Bunolitopternidae
      - +Macraucheniidae
      - +Proterotheriidae
  - XVII. Ordnung: **Tubulidentata**
    - Orycteropodidae
  - XVIII. Ordnung: **Primates**
    - 1. Unterordnung: **Lemuroidea**
      - +Plesiadapidae
      - +Adapidae
      - Lemuridae
      - +Archaeolemuridae
      - Lorisidae
    - 2. Unterordnung: **Tarsioidea**
      - Tarsiidae
      - +Alttertiäre altweltliche Tarsiidae
      - +Alttertiäre neuweltliche Tarsiidae
    - 3. Unterordnung: **Anthropoidea**
      - 1. Überfamilie: **Platyrrhina**
        - Hapalidae
        - Cebidae
      - 2. Überfamilie: **Catarrhina**
        - Cercopithecidae
        - Hylobatidae
        - Anthropomorphae

Die tertiären Landsäugetierfaunen Europas.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Geologisches Alter		Stufennamen	Charakteristik
Pliocän	oberes	**Arnien** (nach dem Arnotal in Oberitalien)	Die oberpliocäne Fauna stellt in den Grundzügen die Fortsetzung der mittelpliocänen Europas dar; als neue Formen treten zum ersten Male auf: Equus (E. Stenonis), Elephas (E. meridionalis), Bos (Leptobos) etruscus. Mit Bunolophodon arvernensis erlischt in Europa die Familie der Mastodontiden schon im unteren Oberpliocän. Hirsche, Antilopen, Schweine, Nashörner, Tapire, Raubtiere und Nager stellen die unmittelbare Fortsetzung der mittelpliocänen Fauna Europas dar, und sogar die Arten sind noch zum Teil identisch. Die Menschenaffen sind im Oberpliocän Europas verschwunden, nur Macacus vertritt die Primaten. Von der Anwesenheit der Hominiden in Europa ist noch kein Nachweis erbracht worden.
	mittleres	**Astien** (nach Asti in Oberitalien)	Im Vergleiche zu der außerordentlich reichen Säugetierwelt des Unterpliocäns in Europa erscheint die mittelpliocäne als artenarm, doch ist zu bedenken, daß die Zahl der Fundstellen im Vergleiche zu den unterpliocänen bedeutend geringer ist. Von Affen lebten zu dieser Zeit in Europa: Dolichopithecus, Semnopithecus, Macacus. Das Klima war allem Anschein nach etwas kühler als das des Unterpliocäns, aber noch wärmer als das des Oberpliocäns. Im wesentlichen bildet die Säugetierwelt die Fortsetzung der unterpliocänen.
	unteres	**Pontien** (nach der pontischen Stufe = Congerienschichten des Wiener Beckens)	Das Auftreten der durch die Pferdegattung Hipparion bezeichneten Fauna bedeutet, abgesehen von den Veränderungen der europäischen Säugetierwelt in der Eiszeit, die durchgreifendste Umwälzung der europäischen Säugerfauna. Mit wenigen Ausnahmen (Nashörner, Mastodontiden, Dinotherium usw.) durchaus neue Formen, unter ihnen überwiegend Paarhufer aus der Gruppe der Antilopen, Gazellen, Giraffen (Palaeoryx. Protoryx, Protragelaphus usw.; Samotherium, Palaeotragus, Orasius). Neue Nashorntypen; Chalicotherium; ein Erdferkel afrikanischer Herkunft; daneben ein großer Klippschliefer (Pliohyrax); Menschenaffen (Dryopithecus, Paedopithex, Neopithecus); Mesopithecus als Vertreter der Hundsaffen; zahlreiche Raubtiere: Hyänen (Ictitherium, Hyaena) Machairodus, Felis usw.; in Mittel- und Westeuropa weniger neue Formen östlicher Herkunft als in Südeuropa, besonders in Griechenland (Pikermi, Samos). Bei Adrianopel ein Vertreter der Sivatheriinen Ostindiens. Die Pikermifauna, deren Nachkommen in der afrikanischen Säugetierwelt fortleben, ist in Zentral-Asien schon im Miocän vorhanden gewesen und wohl infolge einer im Unterpliocän einsetzenden Klimaverschlechterung von dort nach den peripheren Gebieten ausgewandert.

Geologisches Alter		Stufennamen	Charakteristik
Miocän	oberes	**Sarmatien** (nach der sarmatischen Stufe des Wiener Beckens)	Die Fauna des oberen Miocäns (Sarmatien) ist inhaltlich von der des mittleren Miocäns (Vindobonien, darunter Helvétien) nicht zu trennen. Zahlreiche Fundstellen fossiler Säugetiere in Europa, sowohl in Landablagerungen (Braunkohlen usw.) als in küstennahen Meeresbildungen dieser Zeit. Nach längerer Zeit zum ersten Male wieder ein Pferd (Anchitherium) in Europa. Charaktertiere dieser Fauna: Bunolophodon angustidens, Dinotherium bavaricum als Vertreter der Proboscidier, zahlreiche Nashörner (Diceratherium sansaniensis, D. simorrensis, Brachypotherium, Aceratherium), ein Chalicotheriide (Macrotherium), Schweine (Hyotherium, Sus, Listriodon), zahlreiche kleine bis mittelgroße Hirsche (besonders Palaeomeryx-Arten), mehrere Menschenaffen (Dryopithecus, Pliopithecus, Griphopithecus), viele Raubtiere, darunter der große Amphicyon, Ursavus, Trochictis, Felis, Machairodus, Viverriden, Musteliden usw.; viele Insectivoren, Nager, Chiropteren. Zum ersten Male Galerix. Einzelne Antilopen als Vorläufer der großen, erst im Unterpliocän in Europa eindringenden zentralasiatischen Einwandererwelle (Pikermifauna). Im ganzen eine Säugerfauna, die mit der heute in Insulinde lebenden vielfache Übereinstimmung besitzt, so daß die letztere als eine in den Grundzügen erhaltene, wenn auch weiterentwickelte Obermiocänfauna betrachtet werden kann.
	mittleres	**Vindobonien** (Vindobona lat. = Wien) etwas älter: **Helvétien** (Helvetia = Schweiz)	
	unteres	**Burdigalien** (Burdigala = Bordeaux)	Einwanderung neuer Stämme aus Asien, darunter in erster Linie die später zu großer Bedeutung gelangenden Proboscidier (Bunolophodon). Letzter Vertreter der Anthracotheriiden: Brachyodus. Im ganzen, abgesehen von den wenigen neu auftretenden Elementen, die Fortsetzung der aquitanischen Fauna. Im Vergleiche zu den zahlreichen Fundstellen der mittel- und obermiocänen Säugetierfauna nur wenige ergiebigere Fundorte, meist in Frankreich.
Oligocän	oberes	**Aquitanien** (nach: Aquitaine, Land zwischen der Garonne und den Pyrenäen)	In dieser Zeit überwiegen in Europa die Ablagerungen aus Süßwassersümpfen, Braunkohlenbildungen und Süßwasserablagerungen i. A. Zahlreiche Stämme scheinen erloschen zu sein; unsere Kenntnis von der europäischen Oberoligocänfauna beschränkt sich fast nur auf die Tieflandfauna (große Anthracotherien, wie Anthracotherium magnum, Tapire, Sumpfnashörner, Schweine, Biber), in der auch große Raubtiere nicht fehlen (der große Amphicyon, Amphicynodon und Cephalogale).
	mittleres	**Stampien** (nach: Etampes) (= oberes Tongrien)	Hauptsächlich aus Ablagerungen Frankreichs und der Schweiz bekannt. Der letzte Hyaenodontide tritt auf. Mehrere spezialisierte Nagetiere, Schweine, Rhinocerotiden und Tapire vorhanden. Im ganzen etwas ärmer an Arten als die vorhergehende Fauna. Zunahme der Artiodactyla; große Amynodonten, wahrscheinlich ostasiatischer Herkunft (Cadurcotherium); echte Katzen. Beziehungen mit Asien und Nordamerika.

Geologisches Alter		Stufennamen	Charakteristik
Oligocän	unteres	**Sannoisien** (nach Sannois, Frankreich) (unteres Tongrien) (nach Tongres in Belgien)	Die am besten bekannte Fauna dieser Zeit ist die von Ronzon (Haute Loire). Im wesentlichen bildet diese Fauna die Fortsetzung jener des Ludien (Fortdauer von Palaeotherium, Plagiolophus, Anoplotherium, Xiphodon, Diplobune, Palaeotherium, Amphimeryx, Caenotherium, Plesiomeryx, Tapirulus usw.) Auch Beutelratten kommen noch vor. Die Perissodactyla sind jedoch sichtlich im Niedergang, und hier liegen die letzten Vertreter der europäischen Palaeohippiden begraben. Cadurcotherium tritt zum ersten Male auf, Protapirus, primitive Hirsche (Gelocus, Bachitherium, Prodremotherium); Suiden vorhanden; zahlreiche Anthracotheriiden; Elotherium; zahlreiche Raubtiere, Insectivoren, Fledermäuse, Nager usw. Eine weitgehende Einwanderung neuer Formen, wahrscheinlich aus Asien, ist unverkennbar und macht sich zur selben Zeit auch in Nordamerika geltend, was für besondere klimatische Verhältnisse in Zentralasien als dem Ursprungszentrum für die europäische Fauna einerseits und die nordamerikanische andererseits spricht.
Eocän	oberes	**Ludien** (nach den Mergeln von Ludes im Pariser Becken)	Die berühmteste Säugetierfauna dieser Zeit ist die aus den Gipsen des Montmartre (Paris), die von Cuvier beschrieben wurde. Lignite von Débruge (Vaucluse), Mergel von St. Hippolyte de Caton (Gard), Lamandine (Tarn et Garonne), Bembridgekalk (England), Phosphorite des Quercy (Frankreich), Bohnerzbildungen der Schweiz und Süddeutschlands. Weiterentwicklung der europäischen Bartonienfauna; einzelne Gattungen bereits ausgestorben. Lophiodon ist zur Zeit der Ablagerung der oberen Schichten der Pariser Gipse, in denen die Palaeotheriumfauna liegt, bereits erloschen. Chasmotherium, Propalaeotherium und Pachynolophus hier zum letzten Male. Lophiotherium und Anchilophus in Blüte. Artiodactyla nehmen an Häufigkeit und Artenzahl zu. Cebochoerus als Vertreter der Suidae; Anthracotheriidae und Anoplotheriidae dauern fort; Xiphodontidae in Blüte. Dichobunidae bestehen weiter; Caenotheriidae treten auf. Raubtiere häufig. Hyaenodontidae in Blüte, Miacidae vertreten; Cynodictis: ein kleiner Oxyaenide vorhanden. Nager nicht selten. Primaten bereits im Niedergang (im Vergleich zum Bartonien); vorhanden sind Adapis, Necrolemur, Microchoerus. Mehrere Fledermäuse, Insectenfresser und Beutelratten.
		Bartonien (nach den Barton Clays von Hampshire, England)	Lophiodon stirbt aus; mehrere große Lophiodontiden leben noch. Die Fauna stellt die zwar weiterentwickelte, aber sonst ziemlich unveränderte Fortsetzung der Lutétienfauna dar. In dieser Zeit sind viele Spalten in den verkarsteten Kalkgebieten Frankreichs, Deutschlands und der Schweiz mit Resten von Säugetieren gefüllt worden. In Südfrankreich und Nordfrankreich zahlreiche Fundstellen, auch gehören hierher Sande (sables moyens) des Beckens von Paris und die von Headonhill und Bracklesham in England.

Geologisches Alter		Stufennamen	Charakteristik
Eocän	mittleres	**Lutétien** (= Parisien) Lutetia = Paris	Reiche Säugetierwelt, die bis zum Bartonien andauert. Bohnerzbildungen Frankreichs, Deutschlands und der Schweiz. Braunkohlen von Messel bei Darmstadt. Perissodactyla häufig, besonders Equiden bzw. Palaeohippiden: Anchilophus, Palaeotherium, Plagiolophus, Propalaeotherium, Lophiotherium, Pachynolophus; Nashörner: Prohyracodon, die tapiroiden Lophiodontidae (Lophiodon, Chasmotherium). Artiodactyla noch sehr selten: Dichobunidae, Anoplotheriidae, Tapirulus. Im oberen Lutétien Suidae: (Cebochoerus, Choeromorus); Anthracotheriidae (Haplobunodon, Lophiobunodon, Rhagatherium); Xiphodontidae; Primaten (Adapis, Necrolemur, Microchoerus, Heterohyus usw.). Nager, Creodontier, Insectenfresser. Alle Ungulaten dieser Zeit haben brachyodonte Molaren. Die damals lebenden Familien haben keine oder nur wenige Nachkommen in der heutigen Fauna. Faunencharakter des europäischen Mittel- und Obereocäns einheitlich; erst gegen Ende des Ludien treten neue Formen auf.
	unteres	**Agéen = Cuisien = Yprésien** (nach Ypres in Flandern) darunter: **Sparnacien** (nach Sparnacum lat. = Epernay, Frankreich) = **Londinien** (Londonton) = **Landénien** (in Belgien)	Reger Formenaustausch mit Nordamerika. Besonders wichtig ist das Vorkommen von Hyracotherium (sehr nahe verwandt mit Eohippus), Coryphodon, Phenacodus; ferner für diese Fauna bezeichnend: Lophiodon, Palaeonictis, Adapisorex, Adapisoriculus, Plesiadapis, Eochiromys, Omomys, Dissacus, Tricuspiodon, Paramys, Microhyus. Das Sparnacien entspricht den Wasatch Beds Nordamerikas.
Paleocän	oberes	**Thanétien = Cernaysien** (nach Cernays bei Reims)	Im Konglomerat von Cernays altertümliche Säugetiertypen, die zum Teil dem oberen Paleocän Nordamerikas entsprechen: Neoplagiaulax, Adapisoriculus, Adapisorex, Plesiadapis, Dissacus, Arctocyon, Arctocyonides, Tricuspiodon, Pleuraspidotherium, Orthaspidotherium. Ferner Mesonyxartige Formen usw.
	mittleres	fehlt in Europa	
	unteres	fehlt in Europa	

Die tertiären Landsäugetierfaunen Nordamerikas.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Geologisches Alter		Stufennamen	Leitformen der Faunen	Charakteristik
Pliocän	oberes (?)	**Sheridan**	Equus	Die Grenzen zwischen dem oberen Pliocän Nordamerikas und dem unteren Plistocän Nordamerikas sind heute noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Wahrscheinlich fällt noch der unterste Abschnitt der Equuszone in das obere Pliocän, aber der Faunencharakter ist eher der der Plistocänzeit.
	mittleres	**Blanco**	Glyptotherium, Plesippus	**6. Faunenphase.** Im Gegensatz zu Europa und Asien sind aus dieser Zeit nur wenige Formen bekannt. Die Landverbindung mit Südamerika ist über die Landenge von Panama wieder hergestellt, nachdem sie seit dem Untereocän unterbrochen war. Daher Einwanderung nordamerikanischer Formen nach Südamerika und umgekehrt. Die Landverbindung scheint zuerst nur von kurzer Dauer und erst später definitiv geworden zu sein.
	unteres	**Upper Snake Creek**	Hipparion, Pliohippus	**5. Faunenphase.** Neue Einwanderungen aus Ostasien, die besonders im Unterpliocän durch Nachschübe gekennzeichnet sind. Die Fauna bildet vom Mittelmiocän bis zur Obergrenze des Unterpliocäns eine geschlossene Einheit, in der sich die einzelnen Entwicklungslinien der nordamerikanischen Säugetiere stufenweise verfolgen lassen, wie z. B. im Stamm der Pferde, in dem geschlossene Entwicklungslinien von Parahippus bis Merychippus, Hipparion, Neohipparion, Protohippus, Pliohippus in diesem Zeitraume zu verfolgen sind. Erstes Auftreten der kurzfüßigen asiatischen Nashörner. Anzeichen häufiger sommerlicher Trockenheitsperioden. Gegen Ende dieser Faunenphase stärkere Entfaltung der Nashörner (Teleoceras, Peraceras, Aphelops) und Spezialisation der Mastodontiden. In einzelnen Gebieten wie in der durch die Ablagerungen der Harrison Beds gekennzeichneten „Harrisonsteppe" in Nebraska bestimmte Faunengegensätze gegenüber den Auenablagerungen mit einer verschiedenen Fauna, wie die der mittelmiocänen Sheep Creek Beds.
Miocän	oberes	**Lower Snake Creek**	Merychippus paniensis	
	mittleres	**Sheep Creek, Upper Harrison** und **Lower Harrison** z. T.	Merychippus primus	
	unteres	**Lower Harrison** und **Monroe Creek**	Parahippus	

Geologisches Alter		Stufennamen	Leitformen der Faunen	Charakteristik
Oligocän	oberes	**Upper Brule Clay**	Leptauchenia, Protoceras, Miohippus	**4. Faunenphase.** Zweite durchgreifende „Modernisierung" der nordamerikanischen Säugetierfauna. Erstes Auftreten der „Great Plains Fauna" mit den aus Ostasien eingewanderten Titanotherien. Fehlen aller altertümlicher Typen mit Ausnahme der Hyaenodontiden. Wiederherstellung des durch längere Zeit unterbrochen gewesenen Faunenaustausches mit Asien und Europa, gefolgt von einer langen Periode ruhiger und gleichförmiger Entwicklung der verschiedenen nordamerikanischen Säugetierstämme und teilweisem Aussterben der Fauna am Ende des unteren Miocäns. Unterschiede zwischen Steppenfaunen und Tiefland-Sumpffaunen. Außerordentlich starke Entwicklung der Unpaarhufer, besonders der Pferde, während die Nashörner dagegen zurücktreten.
	mittleres	**Lower Brule Clay**	Oreodon, Mesohippus	
	unteres	**Chadron**	Titanotherium	
Eocän	oberes	**Uinta** (Lower Uinta = Upper Washakie)	Epihippus	**3. Faunenphase.** Mit dem Mitteleocän hört die Einwanderung aus Eurasien auf. Ruhige Entwicklung der altertümlichen und der modernen Faunenelemente, die noch im oberen Untereocän und unteren Mitteleocän um die Herrschaft ringen. Später Erlöschen der alten Typen. Divergente Entwicklung der nordamerikanischen und eurasiatischen Faunen. Aufblühen der Ungulaten, besonders der Perissodactylen. Ebenso wie in Europa das Säugetierleben vom Mitteleocän bis zum Ende des Obereocäns eine geschlossene Einheit darstellt, ist dies in Nordamerika vom Bridger, bzw. Wind River bis zum Ober-Uinta der Fall. Gewaltige vulkanische Katastrophen haben in dieser Zeit, namentlich im Bridger und Uinta, ganze Herden verschüttet, so daß viele tausende von Resten in diesen Schichten begraben liegen.
	mittleres	**Bridger** (Upper Bridger = Lower Washakie)	Orohippus	
	unteres	**Wasatch** (Upper Wasatch = Windriver)	Eohippus, Coryphodon	**2. Faunenphase.** Erste durchgreifende „Modernisierung" der nordamerikanischen Säugetierfauna. Invasion moderner Typen in die aus dem Paleocän stammenden Säugetierfaunen. Landverbindung mit Südamerika unterbrochen. Faunenaustausch mit Europa, wahrscheinlich auf dem Wege über Asien. Die altertümlichen Typen beginnen auszusterben. Einwanderung zahlreicher primitiver Primaten, die noch den Weg nach Südamerika fanden und sich dort zu den Platyrrhinen entwickelten.

Geologisches Alter		Stufennamen	Leitformen der Faunen	Charakteristik
Paleocän	oberes	**Clark Fork = Tiffany**	Navajovius	**1. Faunenphase.** Älteste Säugetierfauna des nordamerikanischen Tertiärs. Beziehungen zu eurasiatischen und südamerikanischen Säugetieren, aber erst im oberen Paleocän in Erscheinung tretend. Wichtigste Fundstellen: in den Puerco Beds in Neumexiko, im Torrejon Bed in Neumexiko und im Fort Union Bed in Canada, Süddakota, Montana und Wyoming. Im Puerco noch Multituberculaten (Polymastodon, Neoplagiaulax), primitive Carnivora (Triisodon, Oxyclaenidae), Protungulata (Mioclaenus usw.), im oberen Paleocän bereits Miacidae. Die ersten Amblypoda: Pantolambda. Im Tiffany der erste Primate, ein Tarsiide: Navajovius, begleitet von Multituberculata (Ectypodus, Eucosmodon), Marsupialiern (Peradectes, Thylacodon), Insectivoren und Plesiadapiden (Labidolemur, Ignacius).
	mittleres	**Torrejon**	Ptilodus, Pantolambda	
	unteres	**Puerco**	Taeniolabis, Polymastodon	

Systematischer Teil.

Einleitung.

Im ersten, Anatomischen Teil dieses Werkes haben wir in den Haupt- n die Eigentümlichkeiten des Baues der Säugetiere skizziert. Fassen laraus die wichtigsten Tatsachen zusammen, so können wir folgende :male als diagnostisch für die Säugetiere angeben.

Es sind durch Lungen atmende, amniote, homoiotherme Wirbeltiere mit einer Allantois. Ihre Haut trägt wenigstens fötal Haare, hat stets Hautmuskeln, meist treten alveoläre und tubulöse Hautdrüsen auf, und das Junge wird stets mit dem Sekret von Hautdrüsen (Milchdrüsen) ernährt. Das Hinterhaupt hat einen doppelten Condylus, der mit dem Atlas artikuliert. Beide zusammen drehen auf dem Epistropheus, mit dessen Körper der Körper des Atlas verwachsen ist. Die Wirbelkörper, wenigstens die der Schwanzwirbel und die langen Extremitätenknochen, haben endständige Epiphysen. Der Unterkiefer, der jederseits nur aus einem zähnetragenden Stück besteht, artikuliert durch einen konvexen Condylus direkt mit dem Schädel (Squamosum). Das Trommelfell ist im Tympanicum ausgespannt; drei Gehörknöchelchen sind vorhanden, desgleichen ein knorpeliges äußeres Ohr. Der Jochbogen ist ein squamosomaxillarer. Die Zähne, die auf das Maxillare, Intermaxillare und die Mandibula beschränkt sind, stets in Alveolen sitzen, und zwar in der Reihe der Backenzähne mit wenigstens zwei Wurzeln, funktionieren höchstens in zwei nachfolgenden Dentitionen. Das Blut enthält kernlose, meist zirkuläre, seltener ovale rote Blutzellen; aus dem quadrilokulären Herzen, das rechts eine sehnige Atrio-Ventrikularklappe hat, entspringt ein linker Aortabogen, der sich über den linken Bronchus hinwegbeugt. Das Knorpelgerüst des Kehlkopfes, dessen Eingang von der Epiglottis überdeckt werden kann, wird durch die Cartilago thyreoidea vervollständigt. Ein vollständiges Zwerchfell scheidet Brust- und Bauchhöhle. Das Gehirn hat umfangreiche Großhirnhemisphären, die durch eine vordere Kommissur, meist auch durch das Corpus callo-

sum verbunden sind; stets ist eine Fissura hippocampi vorhanden und ein Riechhirn gesondert, dessen vordere Lobi olfactorii, der durchlöcherten Siebplatte aufliegend, durch diese zahlreiche Fila olfactoria direkt in die Nasenhöhlen senden. Ausschließlich die bleibenden Nieren funktionieren nach der Geburt; eine Harnblase ist stets vorhanden. Stets wird das Sperma, meist auch der Urin durch den Penis abgeführt. Sie sind ovipar oder vivipar; im letzteren Falle durchläuft der Embryo wenigstens einen Teil seiner Entwicklung im Uterus der Mutter, mit welchem er meist durch Fruchthüllen mehr oder weniger innig verbunden ist.

Im Hinblick auf die für alle Säuger gültige Ernährung ihrer Jungen durch die Mammardrüsen werden sie mit dem Linnéschen Namen Mammalia bezeichnet.

Die weitere systematische Verteilung der über **6000** beschriebenen Arten rezenter und fossiler Mammalia hat sich, wie das Gregory (1910) ausgezeichnet darstellte, nur mühsam und ganz allmählich zu ihrem heutigen Standpunkt entwickelt. Nach diesem Standpunkt ist es gegenwärtig gebräuchlich, in Nachfolge von de Blainvilles Klassifikation aus dem Jahre 1834, die Säugetiere in drei Unterklassen zu verteilen. Eine derselben sondert sich von den übrigen sofort durch den auffälligen Besitz einer tiefen Kloake, durch welche der Darm mit den Urogenitalorganen gemeinsam ausmündet. Dies wurde Anlaß zu dem gebräuchlichsten Namen Monotremata E. Geoffroy (1803). Von de Blainville wurden sie Ornithodelphia genannt, da ihre Ovidukte nach Art der Reptilien und Vögel vollständig getrennt ausmünden. Außer durch diese Merkmale und außer durch die Besonderheit, daß sie Eier legen, entfernen sich die Monotremata auch im Bau der Mammardrüsen, des Larynx, der Zirkulationsorgane, der Geschlechtsorgane, des Schultergürtels, der Hautmuskulatur, des Gehirns usw. von den übrigen Säugern. Sie nehmen ihnen gegenüber dadurch eine primitivere Stellung ein, was Gill (1872) Anlaß gab, diese niedrige Rangstufe durch den Namen Prototheria zum Ausdruck zu bringen. Unabhängig von ihm wandte Huxley (1880) denselben Namen im gleichen Sinne an. Beide beabsichtigten durch denselben darauf hinzudeuten, daß die Prototheria den hypothetischen Vorläufern der Säugetiere, die man mit Huxley Hypotheria oder mit Haeckel Promammalia nennen könnte, in manchen Organen noch am nächsten stehen. In anderen Organen haben sie sich aber außerordentlich spezialisiert. Scharf will daher das Erworbene vom Ererbten unterschieden sein, will man Belehrung aus ihnen ziehen.

Bereits eine höhere Stufe haben die Metatheria Huxleys eingenommen. Es sind dies vivipare Säugetiere, von denen man bis vor kurzem annahm, daß sie noch keine Placenta besäßen und die man deshalb mit den Monotremata auch als Aplacentalia zusammenfaßte. Die neuere Zeit hat aber gelehrt, daß auch unter ihnen eine Placenta zur Ausbildung kommen kann, so daß auf sie der Name Aplacentalia nicht mehr anwendbar ist.

Trotz großer Verschiedenheit untereinander, die ein Ausfluß ist verschiedener Lebensweise, stimmen die Metatheria in den wichtigsten Punkten des Körperbaues so sehr überein, daß sie eine kompakte Einheit bilden. Gleichzeitig nehmen sie aber durch ihre Organisation in mancherlei Hin-

sicht eine niedrige Stellung ein. So haben sie stets eine doppelte Vagina und getrennte Uteri, was ihnen den Namen Didelphia de Blainville (1816) eintrug. Noch gebräuchlicher ist die Benennung Marsupialia Illiger (1811), die auf den Besitz eines Beutels beim Weibchen hinweist, welcher die Zitzen umfaßt. Zwar kann derselbe ganz fehlen, die charakteristische Art der Brutpflege bleibt aber bestehen, indem auch in diesem Falle das Junge sehr unvollkommen geboren wird und, an der Zitze hängend, weitere Stadia der Entwicklung durchläuft, die der Embryo der Monodelphia im Uterus durchmacht.

Die Monodelphia endlich erreichen die höchste Stufe, zu der sich der Säugetierkörper erheben kann. Dieser Stufe gab Huxley den Namen Eutheria. Bei ihnen ist das Junge während seiner Entwicklung im Uterus mit der Mutter durch die Placenta verbunden. Allerdings kann der Grad der Innigkeit dieser Verbindung ein sehr verschiedener sein; nach neuerer Forschung ist sie zuweilen so locker, daß jedenfalls nicht mit mehr Recht als bei manchen Marsupialia von einer Placenta gesprochen werden kann. Und wenn wir daher auf letztere den Terminus Aplacentalia nicht mehr als anwendbar erachten, so folgt daraus allein schon, daß für die Eutheria der Name Placentalia nicht mehr passend erscheint, trotz seiner historischen Rechte. Zweckmäßiger ist es daher, den Namen Monodelphia in Anwendung zu bringen, den de Blainville (1816) ihnen gab, weil als Regel nur eine Scheide vorhanden ist und meist auch die Uteri vereinigt in diese ausmünden.

Wie oben gesagt, gab es eine Zeit, in der man die Monotremata mit den Marsupialia zur höheren Ordnung der Aplacentalia vereinigte. Man nahm also eine taxonomische Zweiteilung der Mammalia vor, die aber zunehmender Kenntnis nicht Stand hielt.

Auch jetzt wieder tritt die Neigung hervor, die Mammalia in zwei Gruppen zu gliedern in der Absicht, ihre nähere und entferntere Verwandtschaft anzudeuten. Von diesem Gesichtspunkt aus stellte Gill (1872) den Monotremen, die er Prototheria nannte, die Eutheria gegenüber, worunter er die Marsupialia und Monodelphia vereinigte; ein Vorgang, der auch jetzt wieder Beifall findet. Hierdurch soll doch die Ansicht zum Ausdruck kommen, daß die Monotremata sich früh abzweigten vom Stamme der Ursäuger. um ihren eigenen Weg zu gehen, der unter dem Einfluß weitgehender divergenter Anpassung zu den heutigen spärlichen, eng lokalisierten Vertretern derselben führte.

Der übrig bleibende Zweig, aus dem die Marsupialia und Monodelphia hervorgingen, war ein für beide anfänglich gemeinsamer. Ihre weitere Stammesentwicklung geschah aber nicht so, daß die Monodelphia erst ein Beuteltierstadium durchlaufen mußten: eine Auffassung, die eine Zeitlang die Wissenschaft beherrschte. Sie machte der richtigeren Auffassung Platz, daß auf ihren ursprünglichen Zusammenhang eine frühe Trennung folgte. wobei die eine Gruppe dieses, die andere jenes archaische Merkmal mit hinüber nahm, so aber, daß die Beuteltiere in dieser Hinsicht reicher blieben an ursprünglichen Eigenschaften, die bei den Monodelphia verloren gingen und moderneren Platz machten, andere Eigenschaften aber auf beide sich vererbten.

Kurz zusammengefaßt betrachten wir also die Marsupialia und Monodelphia als kollaterale Gruppen. Wir können dieser Einsicht in Form von Differentialdiagnosen Ausdruck geben. Als zusammenfassender Name für

die Marsupio-Monodelphia würde sich am besten der Name Eutheria von Gill empfehlen. Ihm käme auch die Priorität zu. Leider aber gebrauchte Huxley später den gleichen Namen in ganz anderem Sinne, als es ihm darum zu tun war, in der Evolution der Mammalia die vier obengenannten historischen Bildungsstufen derselben darzustellen. Dabei erhielten dieMonodelphia die höchste Rangordnung als Eutheria. Da viele ihm hierin folgten, wurde vielfach Verwirrung mit Gills älterem Namen gestiftet. Gregory (1910) schlägt daher vor, um diese Verwirrung nicht zu beständigen, den Namen Eutheria im Sinne von Gill als Bezeichnung für den Stamm der Marsupialia und Monodelphia zu ersetzen durch den weit weniger kennzeichnenden Namen Theria von Parker und Haswell. Er kann ja zu dem Mißverständnis Anlaß geben, daß die Monotremata noch keine eigentlichen Säuger wären, sondern nur erst auf dem Wege zu solchen, was eine unrichtige Auffassung wäre.

Der Behandlung der drei Unterklassen, die uns weiterhin beschäftigen wird, sei die nachfolgende Klassifikation vorausgeschickt; in ihr ist das oben Gesagte kurz zusammengefaßt.

Taxonomie und Stufenfolge der recenten Mammalia.

A. PROTOTHERIA Gill 1872, Huxley 1880. Erste Stufe.

Ovipar; die beschalten großen Eier meroblastisch; die tubulösen Milchdrüsen münden auf einem Drüsenfeld; ein Incubatorium vorhanden oder verloren. Nur die Körper der Schwanzwirbel mit Epiphysen; Beutelknochen vorhanden; Coracoid selbständig mit Sternum verbunden; dem Schulterblatt fehlt die Spina. Brustrippen ohne Tuberculum; Wurzel des Jochbogen-Fortsatzes des Squamosum mit Canalis temporalis. Cochlea auris Lagena-artig, nicht gewunden; ein Musc. stapedius fehlt. Kiefergelenk mit Musc. retrahens mandibulae. Das rechte Ostium atrioventriculare hat an Stelle einer Valvula tricuspidalis nur eine marginale Klappe, die sich auf das Septum fortsetzt. Ureteren münden hypocystisch. Penis leitet nur Sperma ab. Die Ovidukte münden getrennt in die Kloake, die sich in beiden Geschlechtern erhält.

I. Unterklasse: **Monotremata** E. Geoffroy (1803) [Ornithodelphia de Blainville (1834)]. Charaktere die der Prototheria.

B. THERIA Parker u. Haswell (1897); Eutheria Gill 1872 (nec Huxley 1880); Ditremata Auct.

Vivipar; Eier klein, holoblastisch, entwickeln sich mit oder ohne Placenta. Die Milchdrüsen münden durch Zitzen aus. Sämtliche Wirbelkörper mit Epiphysen. Coracoid eine Apophyse der Scapula, welche das Sternum nicht erreicht. Schulterblatt mit Spina, welche eine Fossa infra- und supraspinata scheidet. Rippen mit Tuberculum; Canalis temporalis durchgehend zu einem Gefäßkanal reduziert. Cochlea auris spiralig gewunden; Musculus stapedius vorhanden. Musc. retrahens mandibulae fehlt. Das rechte Ostium atrioventriculare mit einer Valvula tricuspidalis. Ureteren münden in die Blase (entocystisch). Penis führt Urin und Sperma ab. Ovidukte münden getrennt oder vereinigt in eine Vagina. Eine Kloake fehlt, wenigstens beim Männchen.

II. Unterklasse: **Marsupialia** Illiger (1811) [Didelphia de Blainville 1816]. *Metatheria* Huxley. Zweite Stufe.

Die Schambeine tragen einen Beutelknochen; Processus angularis des Unterkiefers gebogen; das Foramen caroticum durchbohrt jederseits das Basisphenoid; ein selbständiges Foramen opticum fehlt. Großhirnhemisphären ohne Corpus callosum. Retinazellen mit gefärbten Ölkugeln. Scrotum praepenial. Die Vasa deferentia beugen sich auf ihrem Wege zum Sinus urogenitalis nicht über die Ureteren, sondern liegen nach außen von ihnen. Vagina und Uterus doppelt. Meist ohne Placenta, seltener mit allantogener oder omphalogener adeciduater Placenta. Die Jungen werden unvollkommen geboren und haben Larvenorgane, die sie befähigen, anfänglich den Zitzen anzuhängen; erfahren, meist durch Beutelfalten oder einen vollständigen Beutel (Marsupium) geschützt, eine Brutpflege.

III. Unterklasse: **Monodelphia** de Blainville (1816) [Placentalia Owen]. *Eutheria* Huxley (nec Gill). Dritte Stufe.

Beutelknochen fehlen; Processus angularis, wenn vorhanden, typisch nicht eingebogen; Arteria carotis interna tritt durch Foramen lacerum anterius (medium anderer Autoren) zwischen Petrosum, Ali- und Basisphenoid in die Schädelhöhle. Foramen opticum meist autonom. Gehirn mit Corpus callosum. Retinazellen ohne Ölkugeln. Scrotum postpenial. Die Vasa deferentia beugen sich über die Ureteren auf dem Wege zum Sinus urogenitalis. Vagina zeigt höchstens Andeutung von Duplicität. Placentale Entwicklung stets vorhanden. Keine Brutpflege; ein Marsupium fehlt.

Ohne Schwierigkeiten kann recenten Säugetieren ein Platz in einer dieser drei Unterklassen angewiesen werden. Anders wird es mit Resten mancher fossiler Säugetiere, namentlich mit den allerältesten, bis jetzt nur sparsam durch Zähne, Unterkiefer und sehr vereinzelte andere Knochenteile vertreten. Sie scheinen aber darauf hinzuweisen, daß unsere drei Unterklassen schon sehr früh sich geschieden haben müssen, so jedoch, daß nach Abtrennung der Monotremata der Zusammenhang der Marsupialia und Monodelphia noch eine Zeitlang gewahrt blieb und daher ein innigerer ist.

Die Monodelphia umfassen die große Masse der Säugetiere, welche man in eine Anzahl natürlicher Ordnungen zerlegt. Über die Begrenzung derselben, insoweit sie recente Säuger umfassen, ist man im Laufe der Jahre in den Hauptzügen einig geworden. Die ausgedehnten Funde der Paläontologie, namentlich der letzten 25 Jahre, rütteln aber gewaltig an dieser Einteilung. Zahlreiche ihrer aufgedeckten Formen lassen sich in viele unserer, durch Alter ehrwürdigen Ordnungen nicht mehr einreihen oder verwischen deren Grenzen, so daß dieser Teil der Mammologie in beständigem Flusse ist. Die moderne Paläontologie hat auch zahlreiche Formen kennen gelehrt, die zweifelsohne die Wurzel sind, aus welcher nebeneinander manche unserer sanktionierten Ordnungen, baumartig verzweigt, sich entwickelten.

Dieser Zusammenhang läßt sich nur stammbaumartig darstellen, am besten in trigonometrischer Projektion. Eine seriale Anordnung muß stets fehlerhaft bleiben, da sie die Verwandtschaftsgrade nicht zum Ausdruck bringen kann. Ein Stammbaum aber, der durch seine Verzweigung dieser Blutsverwandtschaft Rechnung trägt, kann nur die Frucht sein ge-

nauester Kenntnisnahme der Tiere selbst nach Bau, Verbreitung und Vorgeschichte. Diese Kenntnisnahme soll uns daher in den folgenden Blättern beschäftigen. Da hierbei die einzelnen größeren und kleineren Abteilungen nur reihenweise sich behandeln lassen, ist die Ordnung, in welcher sie einander folgen, bis zu einem gewissen Grade von untergeordneter Bedeutung. Doch darf auch hierbei das Streben uns leiten, soweit dies praktisch ausführbar ist, von der ursprünglichen, daher niedrigeren Organisation zu der höheren aufzusteigen.

Zur Verdeutlichung der zoogeographischen Exkurse, die der Besprechung jeder Säugetierordnung beigefügt sind, soll eben dieser Besprechung ein allgemeiner Abschnitt über die geographische Verbreitung der Säugetiere vorabgehen.

Geographische Verbreitung der Säugetiere.

Die moderne Systematik, die auf phylogenetischen Anschauungen sich aufbaut, hat längst erkannt, daß die geographische Verbreitung der Tiere ein Wissenszweig ist, der innig in den Kreis ihrer Betrachtung gehört.

Wir werden denn auch im systematischen Teil der Besprechung jeder Ordnung eine kurze Übersicht über die geographische Verbreitung ihrer Mitglieder einverleiben und wiederholt in der „Vorgeschichte" jeder Ordnung auf diese Fragen zurückkommen. Hier sei daher nur in wenigen Grundzügen klargelegt, welche Überlegungen uns dabei leiten werden.

Es wird sich für uns um die Seite der Zoogeographie handeln, die nicht an der Gegenwart haften bleibt, sondern auch die frühere Verteilung in Betracht zieht und von dem fundamentalen Gedanken ausgeht, daß die heutige Verbreitung der Tiere in erster Linie ein Produkt der geologischen Vergangenheit ist.

Damit tritt in den Hintergrund, was man zoologische Geographie oder Faunistik nennt, um so mehr, wenn diese sich gar an politische Grenzen hält.

Aber auch die Seite der Zoogeographie hat für unsere kurze Besprechung in den Hintergrund zu treten, die in der Kindheit dieser Wissenschaft die herrschende war und nur die physiologische Seite der Fragen zum Ausgangspunkt nahm, insofern sie die Tiere als Produkt ihrer Umgebung betrachtete, somit in Abhängigkeit brachte vom Areal, vom Klima, von der Bodenbeschaffenheit, vom Pflanzenwuchs, von den Nahrungsmitteln ihres Wohngebietes.

Zweifelsohne spielen diese Existenzbedingungen eine wichtige Rolle, namentlich kann der klimatische Faktor einer Tierart oder ganzen Tiergruppen eine Grenze setzen. Und die Geläufigkeit, mit der wir von Wüstentieren, von Baumtieren usw. sprechen, beweist zur Genüge, wie innig der Zusammenhang von Organismus und Umgebung ist.

Trotz ihrer hohen Bedeutung kann aber diese physiologische Betrachtungsweise niemals – um nur wenige Beispiele zu nennen — eine Erklärung geben für die zahlreichen Fälle diskontinuierlicher Verbreitung, wie das Vorkommen vom Tapir im tropischen Südamerika und im malayischen Archipel. Ebensowenig für Tatsachen wie das Fehlen der Hirsche und Bären im äthiopischen Gebiet; die Zusammengehörigkeit der asiatischen und afrikanischen Lemuroidea und ihre Verschiedenheit von denen Madagaskars; das Vorkommen des Tigers in Sumatra und Java, während er in dem benachbarten Borneo fehlt; sein Auftreten in Westeuropa zur Diluvialzeit; die heutige Vereinsamung der Marsupialia in Südamerika und Australien und vieles mehr.

Verbreitungsmittel, die bei anderen Tieren eine Rolle gespielt haben, indem dieselben oder ihre Keime passiv durch Treibholz, Meeresströmungen,

Wind, Überschwemmung, durch Vögel oder andere fliegende Organismen verschleppt wurden, fallen bei Säugern entweder ganz weg oder können nur eine ganz untergeordnete Bedeutung gehabt haben. Häufig wird auch für Säuger Transport durch Treibholz als Agens der Verbreitung herangezogen. Gewiß ist es möglich, daß ausnahmsweise auf Baumstämmen, auf abgerissenen Stücken Land, Säuger über See verschleppt sind. Wäre dies aber ein Faktor von einiger Bedeutung, so müßte er, wenn irgendwo, im indo-australischen Archipel sich nachweisen lassen, wegen der großen Zahl benachbarter Inseln. In der Tat hat man ihn denn auch gerade dort zu Hilfe gerufen; allerdings in sehr einseitiger Weise, wie ich 1902 versucht habe darzulegen. Von verschiedener Seite ist man mit generalisierenden Worten hiergegen aufgetreten, man hat aber nicht Antwort geben können auf einfache, reale Fragen. So hat man behauptet, daß Australien seine Mäusearten, von denen bereits über 50 beschrieben sind, worunter aber keine einzige baumbewohnende, durch zugetriebene Baumstämme erhalten habe, aber im Dunkeln gelassen, warum kein einziges anderes placentales Säugetier diese Reise fertig brachte. Und während man eine Mäuseart bis auf das entlegene Neu-Seeland treiben läßt, läßt man die Frage unbeantwortet, wie es denn komme, daß kein einziges Säugetier eine Fahrgelegenheit fand über die verhältnismäßig schmale Makassarstraße, die wahrscheinlich schon seit dem Miocän Celebes und Borneo trennt und reich ist an Treibholz; um von vielen anderen ähnlichen Fragen ganz zu schweigen.

Unser Leitstern bei den vielen zoogeographischen Fragen, von denen oben einige genannt wurden, wird daher die historisch-topographische Betrachtungsweise sein müssen.

Mit Murray trat denn auch diese Methode für die Verbreitung der Säugetiere in den Vordergrund, sie hat aber seitdem verschiedene Phasen durchgemacht. Daß deren Geschichte in den Hauptzügen der Geschichte der modernen Zoogeographie überhaupt während der verflossenen 50 Jahre entspricht, folgt daraus, daß die regionale Verteilung der Erde, die auch heute noch den Grundgedanken der gebräuchlichen Verteilungen ausmacht, anfänglich zwar durch P. L. Sclater auf ornithologische Tatsachen gegründet wurde (1858). Einer baldigen Revision seiner Auffassung, sowie den grundlegenden Arbeiten von A. R. Wallace, lagen aber die Säugetiere zugrunde. Beide Forscher verteilten die Erde in die folgenden sechs Wohngebiete:

1. Paläarktische Region. Umfaßt Europa, Nordafrika bis zur Südgrenze der Sahara, Nord- und Zentralasien bis zum Himalaja und seine östliche Fortsetzung mit Einschluß von Japan.
2. Äthiopische Region. Afrika südlich von der genannten Grenze und Madagaskar.
3. Indische oder orientalische Region. Der Rest des asiatischen Kontinentes, somit Vorder- und Hinterindien, die Philippinen und vom indo-australischen Archipel, was westlich von einer Linie längs Celebes und Lombok (der Linie von Wallace) liegt.
4. Australische Region. Australien, die Inseln des indo-australischen Archipels, östlich von genannter Linie, Neu-Seeland und die Inselwelt Polynesiens.
5. Nearktische Region. Nordamerika bis Mexiko.
6. Neotropische Region. Zentral- und Südamerika und die westindischen Inseln.

Da ferner die vier Regionen der alten Welt als Palaeogaea, die zwei der neuen als Neogaea zusammengefaßt wurden, so lag hier somit eine Verteilung vor, die sich auf das engste an die gebräuchliche geographische Verteilung der Erdoberfläche anschloß. Nur wurde Nordafrika, als dem Mittelmeergebiet angehörig, der paläarktischen Region einverleibt, und von Eurasien, dem vereinigten Europa und Asien, die orientalische Region abgesondert.

Gegen diese Verteilung erhoben sich allmählich verschiedene Stimmen. Die einen faßten, was ihrer Meinung nach zusammengehörte, zu größeren Reichen zusammen; andere wieder redeten einer weiteren Zergliederung das Wort. Das Studium anderer Tiergruppen, namentlich der Landmollusken, der Süßwasserfische, die für solche Fragen geeignetes Material liefern, führten die Einsichtigen zu dem Resultate, daß eine für alle Tiergruppen passende Verteilung der Erde sich nicht geben läßt, ja daß überhaupt jede derartige Verteilung, die sich nur auf die heutige Fauna stützt, nur beschränkten Wert hat. Will sie mehr sein als die einfache Faunistik der verschiedenen Länder, so hat sie zunächst analytisch zu Werke zu gehen. Dabei stellte sich alsbald heraus, daß autochthone und heterochthone, d. h. von auswärts eingewanderte Formen, in jedem Faunengebiet angetroffen werden, wie es zur Zeit durch topographische Hindernisse der Tierverbreitung (Meeresteile, Flüsse, Bergketten, Wüsten usw.) begrenzt wird. Es muß also eine andere Zeit gegeben haben, in der diese Hindernisse nicht bestanden und Einwanderung von anderwärts her gestatteten. Damit werden wir von der Gegenwart auf die Vergangenheit verwiesen, und es wird deutlich, daß die heutige Verbreitung das Resultat ist der Geschichte der Länder und ihres Tierbestandes.

Der heutige Tierbestand eines Landes ist entweder dort entstanden (autochthon) oder dorthin eingewandert (heterotochthon, allochthon). Letzteres konnte die Folge sein von Überbevölkerung anderenorts, entsprechend der Tendenz lebender Wesen, sich zu vermehren über die Grenze der Erhaltungsfähigkeit in einer gewissen Lokalität hinaus. Oder es war die Folge von Änderung des Klimas in der Heimat: Klima in weitester Fassung genommen, somit die Gesamtheit der meteorologischen Erscheinungen eines Gebietes, die dessen Temperatur, Feuchtigkeit, Belichtung, Bodenbeschaffenheit, Pflanzendecke und damit die Nahrung der Tiere beeinflussen und damit eine der wichtigsten Existenzbedingungen, die einer Tierart die Grenze ihres Vorkommens setzen kann.

Jedenfalls forderten die Wanderungen Landverbindung; und wo wir unabweislich zu der Annahme gezwungen werden, daß solche Einwanderung auch geschah nach Ländern hin, die heute etwa durch Meeresteile von anderen getrennt sind, da müssen wir eben eine frühere Landverbindung annehmen. Umgekehrt kann es auch geschehen, daß die Zusammensetzung der heutigen Fauna einer zusammenhängenden Landmasse zu der Annahme zwingt, daß dieser Zusammenhang kein beständiger, sondern daß er früher unterbrochen war. Die Zeitpunkte dieser früheren Zustände haben wir zu bestimmen, ähnlich wie dies, um nur ein Beispiel zu nennen, in vorbildlicher Weise durch F. und P. Sarasin für die Fauna von Celebes und jüngst noch durch F. Sarasin für Ceylon und Neu-Caledonien getan wurde und überzeugend zu dem Resultate führte, daß diese Faunen aus verschieden alten Besiedelungsschichten sich zusammensetzen, die zeitlich verschiedenen Einwanderungen ihr Dasein verdanken.

Damit kommt der Zoogeograph notgedrungen zu der Einsicht, daß er ohne die Resultate der Paläontologie kaum zum Ziele gelangt und daß er sich ebensowenig des Teiles der Erdgeschichte entäußern kann, der ihn unterrichtet über die früheren Meereshöhen, da ja für ihn Landverbindungen früher und heute, der Wechsel ihres Bestehens, ihre Dauer von größter Bedeutung sind. Auch hat für ihn das Klima der Vorzeit, das Wesen des damaligen Landes: ob bewaldete Ebene, ob Wüste, ob Bergland hohen Wert.

Das zeitliche Auftreten fossiler Formen muß ihn weiter lehren, welche Arten autochthone Bewohner eines Landes sind. Er verfolgt sie bis in die Gegenwart und erfährt dabei gleichzeitig, welche anderen Arten von auswärts sich beimischten.

Hierbei stellt sich für Säugetiere stets deutlicher heraus — Dank den zahlreichen paläontologischen Funden der Neuzeit —, daß sich „Schöpfungscentra" für die verschiedenen Säugetiergruppen nachweisen lassen. Primitive Typen derselben entstanden irgendwo und entwickelten sich bei genügender topographischer und klimatischer Verschiedenheit eines Landstriches nach verschiedener Richtung hin. Solche Schöpfungscentra werden damit Centra adaptiver Ausstrahlung im Sinne Osborns oder, um mit Heilprin zu reden: Gebiete spezifischer Ausbreitung. Australien mit seiner Beuteltierfauna ist hierfür ein Beispiel. Die Faunistik spricht in solchen Fällen von endemischen Arten.

Auf solche, hier nur flüchtig angedeutete Überlegungen basierend, können wir im Anschluß an die neueren Darlegungen von Blanford, Hart Merriam, Lydekker u. a. für die Verbreitung der Säugetiere die nachfolgende Verteilung der Erde annehmen. Dabei wurde der Gedanke, den E. v. Martens bereits längst aussprach, den Forsyth Major weiter entwickelte und der namentlich in A. Heilprin einen Vertreter fand, wieder aufgenommen: der Gedanke, daß scharfe Grenzen zwischen den verschiedenen Gebieten unnatürlich sind und daß die Mischgebiete zwischen größeren faunistischen Abteilungen als Übergangsgebiete (transitional tracts) hervorzuheben sind.

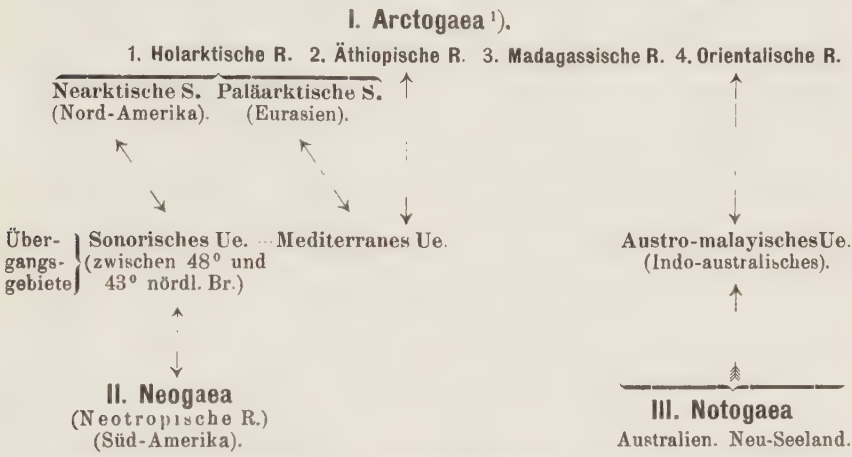
In der nachfolgenden tabellarischen Übersicht sind durch verschiedenen Druck und verschiedenartige Zahlen die höheren und niederen Ordnungen der regionalen Verteilung der Erdoberfläche vom mammologischen Standpunkt aus hervorgehoben. Es würde uns zu weit führen, wenn wir der Geschichte des Entstehens der einzelnen Namen nachgehen und damit den Verdiensten der verschiedenen Forscher Recht widerfahren lassen wollten.

Aus dem Vorhergehenden erhellt zur Genüge, daß Schreiber dieses jedweder regionalen Verteilung nur beschränkten Wert zuerkennt, da sie den historischen Geschehnissen nur in beschränkter Weise Rechnung tragen kann. Schon deskriptiver Zwecke wegen kann man sich aber einer solchen Verteilung nicht entäußern. Die hier angewandte verleiht durch die Annahme von drei Hauptgebieten der Ansicht Ausdruck, daß Südamerika und Australien über lange Zeiträume von den übrigen Ländern getrennt waren oder mit ihnen nur in räumlich und zeitlich beschränkter Verbindung gestanden haben.

Spekulationen über das frühere Bestehen eines antarktischen Kontinents, der etwa mit der Neogaea, Notogaea und der äthiopischen Region in Verbindung stand, vorzuführen, ist hier wohl nicht der Ort. Diese Frage wird späterhin wiederholt berührt werden, ebenso wie die Hypothesen über andere transozeanische kontinentale Brücken zwischen den Südkontinenten. Erst kürzlich haben diese durch Pfeffer (1927) eine kritische

Beurteilung erfahren. Mit ihm neigen wir der Annahme einer Permanenz der Ozeane zu. Wenigstens vom Cretaceum ab, dem Zeitpunkte des Auftretens unzweifelhafter Mammalia. Vom mammalogischen Gesichtspunkt aus werden Zeitangaben aber erst postcretaceisch besonders wichtig, da erst mit dieser Zeit die Scheidung der monodelphen Säuger nach verschiedenen Richtungen hin anhebt und damit gleichzeitig der Anfang ihrer Blütezeit. Daraus erhellt die Wichtigkeit der Frage nach der Grenzbestimmung zwischen Kreide und Tertiär, die Pfeffer in genannter Schrift trefflich beleuchtet hat.

Besagte Permanenz der Ozeane gilt allerdings nur für die großen Linien derselben. Dabei sind also frühere landfeste Verbindungen jetzt getrennter Ländermassen nicht ausgeschlossen. Heutige Inselketten können als stehengebliebene Bruchstücke diesen ehemaligen Zusammenhang noch verraten. Er lieferte Verbindungswege, auf denen Tierverbreitung statt hatte.



Folgerichtig muß sich an unsere Tabelle eine flüchtige Übersicht über die verschiedenen, dort genannten Gebiete und über die wichtigsten Charaktere ihres Säugetierbestandes anschließen. Dabei wird sich Gelegenheit bieten, Bemerkungen allgemeiner Art einzuflechten.

Für unsere obige Dreiteilung der Erde war bereits P. L. Sclater (1874), wenigstens teilweise, eingetreten, indem er, allerdings unter Anwendung von zum Teil anderen Namen, auf folgende Verschiedenheiten wies. Die Arctogaea enthält nur Monodelphia; Marsupialia und Monotremata fehlen mit einziger Ausnahme des Opossums. Die Annahme, daß sein Auftreten im heutigen nearktischen Gebiet auf Einwanderung in neuerer Zeit von Süden her beruhe, läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten.

In der Neogaea treten, neben zahlreichen Monodelphia, Marsupialia auf. Die Notogaea ist dagegen durch eine große Verschiedenheit von Marsupialia charakterisiert. Ihnen gegenüber treten die Monodelphia ganz zurück. Als entblößt von Mammalia trennte Sclater von der Notogaea Neu-Seeland und die Pazifischen Inseln ab und nannte diesen Komplex Ornithogaea.

Wenden wir uns jetzt zuerst der **Notogaea** zu, so zeigt sich, daß die Säugetierfauna Australiens ganz überragend aus Beuteltieren besteht. Ein

[1]) In obenstehender Tabelle bedeutet R. Region, S. Subregion, Ue. Übergangsgebiet.

Versuch zur Erklärung dieses Tatbestandes ist im Kapitel über die Beuteltiere gegeben. Außer diesen treten nur noch Fledermäuse auf, die leicht von benachbarten Ländern zugeflogen sein können. Ferner der Canis dingo, von dem es kaum zweifelhaft ist, daß derselbe in Gesellschaft des Menschen nach Australien gekommen ist. Denn wenn er auch in mancher Hinsicht Charaktere eines Wildhundes bewahrt hat und nur wenig unter den Einfluß der Domestikation geraten ist, so ständen wir andererseits bei der Annahme einer spontanen Einwanderung vor dem Rätsel, warum dann nicht andere Tiere von hoher Verbreitungsfähigkeit, wie Raubtiere, Schweine, von der Landverbindung mit Australien Gebrauch gemacht hätten, die dem Dingo Gelegenheit gab, von außeraustralischen Ländern einzuwandern. Allerdings wird Sus papuensis auch aus jungen Schichten von Queensland angegeben; F. Sarasin (1925) vermutet aber mit Recht, daß dieses verwilderte Haustier mit dem Menschen nach Nord-Australien kam.

Endlich bewohnen etwa 50 Mäusearten Australien. Ein Teil derselben mag im Plistocän oder noch später eingewandert sein, andere aber, wie die Genera Mastacomys, Uromys, Pogonomys, Conilurus, die endemisch sind für Australien und Neu-Guinea, gehören einer Besiedelungsschicht an, die jedenfalls alt genug war, daß diese Genera Zeit hatten, sich spezifisch auszubilden. Zu diesem oder einem vermutlich noch älteren Tierbestand gehören die zum Teil aquatilen Hydromyinae mit Hydromys und Xeromys, Muriden, die ihre nächsten Verwandten in den Gebirgen der Philippinen haben. Sie bilden auch hier offenbar einen alten Bestand der Fauna.

Zu den Charaktertieren des australischen Gebietes gehören die Monotremen, die wir einzig in Australien und Neu-Guinea antreffen. Sie erscheinen als stark spezialisierte und eben dadurch erhaltungsfähige Relikten aus der mesozoischen Tierwelt, die sich in diesem, durch Isolierung konservativem Winkel der Erde erhielten. Die Monotremen dürfen wir doch vielleicht den Multituberculata näher anschließen. Von diesen wissen wir aber, daß sie durch das ganze Mesozoicum, in der Trias, der Kreide bis in das Eocän in Europa, Nord-Amerika, Zentral-Asien und Süd-Afrika vorkamen.

Kein Zweifel kann darüber bestehen, daß dem australischen Faunagebiet auch Neu-Guinea, die Aru- und Kei-Inseln angehören. Sie bildeten mit Australien in tertiärer Zeit wiederholt eine Landmasse, der zeitweilig auch die westlicher gelegenen Inseln Waigeu, Misol, Halmahera usw. sich anschlossen. Diese lösten sich aber zuerst ab und wurden damit die östlichen Vorposten unseres indo-australischen Übergangsgebietes. Neu-Guinea, die Aru- und Kei-Inseln wahrten den Zusammenhang mit Australien länger, erhielten damit dessen faunistischen Charakter; doch war die Trennung lange genug, daß die Bildung von Arten ihre eigenen Wege gehen konnte.

Der Notogaea wird ferner Neu-Seeland zugerechnet, gewöhnlich auch die als Polynesien zusammengefaßten pazifischen Inseln. Von Landsäugetieren treten hier nur einzelne Arten von Mus auf, z. B.: Mus praetor Thom., M. imperator Thom., M. exulans Peale, von denen die letztgenannte — auch als M. maorium Hutt. beschrieben — das einzige Landsäugetier Neu-Seelands ist, abgesehen von einigen Fledermäusen und dem rätselhaften Waitoteke, von dem man Fußspuren will gesehen haben, von dem aber nichts Näheres bekannt ist.

Bei der Frage nach dem Ursprung der australischen Fauna handelt es sich in erster Linie um die Herkunft der Marsupialia. Zahlreiche Forscher

haben versucht, eine Antwort darauf zu geben. Die verwirrende Verschiedenheit derselben hat kürzlich F. Sarasin (1925) übersichtlich dargestellt.

Hauptsächlich zwei Erklärungsweisen für die heutige disjunkte Verbreitung der Marsupialia werden gegeben. Die meist übliche postuliert eine Einwanderung von Süd-Amerika her, auch nachdem man die ursprüngliche Überlegung mußte fallen lassen, welche die Beuteltiere von dorther einwandern ließ, weil sie von dort als uralte Bewohner (Santa Cruz), von Australien aber erst aus dem Pliocän bekannt wären. Das wäre zunächst ein negativer Beweis gewesen, der vergaß, daß diese jungen Einwanderer es alsdann überraschend schnell zu hoher Differenzierung und zu Riesenformen gebracht hätten, wie sie die pliocänen Schichten Australiens uns vorführen. Sie wurde hinfällig durch die inzwischen von Tasmanien durch B. Spencer bekannt gewordene Wynyardia bassiana, ein anfänglich für eocän oder wenigstens oligocän gehaltenes Beuteltier, das aber jedenfalls miocän ist. Heute läßt man, nachdem man das wiederholt angenommene Bestehen einer transpazifischen Inselbrücke oder gar eines Kontinentes als unwahrscheinlich zurückgewiesen hat, die Verbindung Süd-Amerikas mit Australien durch einen antarktischen Kontinent geschehen sein, über dessen zeitliche und räumliche Ausdehnung die Ansichten der Biologen und Geologen weit auseinandergehen, dessen klimatologische Verhältnisse z. B. im Frühtertiär jedenfalls aber die Wanderung auch von tropischen Tieren gestatteten. F. Sarasin erscheint es das Wahrscheinlichste, daß dieser Konnex des australischen Kontinentes mit der Antarktis zu verschiedenen Zeiten statthatte, am frühesten vielleicht schon im Mesozoicum, später im Miocän. Jedenfalls muß diese letzte Verbindung zu einer Zeit angenommen werden, als der austro-melanesische Kontinent schon aufgelöst war. Hierunter versteht Sarasin eine oligocäne Landmasse, die von Nord-Australien ostwärts bis zu den Salomonen, Neuen Hebriden und Fidji-Inseln, südwärts über Neu-Caledonien bis Neu-Seeland und seine Nachbarinseln reichte.

Die Zusammensetzung der Fauna Australiens weist das Bestehen einer Besiedelungsschicht mittleren Alters an, die südamerikanischen Ursprungs ist. Die Invasion von dorther ist aber zu jung, als daß die Beuteltiere ihr angehören könnten. Sollten diese aus Süd-Amerika eingewandert sein, so mußte das zu einer Zeit geschehen, als dort Monodelphia noch nicht zur Entwicklung gekommen waren; sonst ist nicht einzusehen, warum sie nicht mitwanderten. Daher entstand wohl die andere Hypothese, daß die Antarktis das Schöpfungszentrum der Marsupialia war, die von hier in Süd-Amerika und Australien einwanderten und nur in letzterem Kontinent die hohe adaptive Differenzierung und die Ausbildung der Diprotodonta erreichten.

Mir will die andere Erklärungsweise wahrscheinlicher vorkommen, die daran anschließt, daß Australien den ältesten Teil seiner Tierwelt von der alten Welt erhielt. Vermutlich bot dazu die Gelegenheit das permokarbonische oder jurassische Gondwana-Land von Süß, das Afrika, Madagaskar und Vorder-Indien mit Australien verband. Gerade über diese letzte östliche Verbindung, entweder längs der Kette Sumatra-Timor, oder mit Ausschluß des indo-australischen Archipels, geschah die mesozoische oder ganz früh-tertiäre orientalische Einwanderung, von der auch Marsupialia Gebrauch machen konnten. Wir kennen diese aus vortertiärer Zeit von Amerika und Europa. Kürzlich ist auch aus der Mongolei ein Vertreter der Multituberculata (Allotheria), die ja verwandtschaftliche Beziehungen zu den diprotodonten Marsupialia haben, bekannt geworden, wodurch ein

Zuzug aus Eurasien nach Australien annehmlicher ist. Überhaupt wird hiermit die Annahme plausibler, daß die Vorfahren der Marsupialia ursprünglich die Arktogaea bewohnten und in prä-monodelpher Zeit oder wenigstens zu einer Zeit, als die Monodelphia nur erst im Anfang ihrer Entwicklung standen, nach Australien und Süd-Amerika wanderten [vgl. bei Marsupialia].

Neu-Guinea war wiederholt mit Australien eng verbunden. Dies konnte schon geschehen durch den obengenannten austro-melanesischen Kontinent Sarasins. Vermutlich erstreckte derselbe sich nordwärts über die heutigen Palau-Inseln und die Philippinen nach Ost-Asien und lieferte in seinem nördlichen Teil die auch für andere Tiergruppen geforderte früh- bis mitteltertiäre Molukken-, Philippinen-Formosa-Brücke nach Ost-Asien. Hierüber konnten z. B. die Vorfahren von Anoa und Babirusa in Celebes einwandern. Auch würden sich hierdurch die austro-papuanischen Elemente vor allem in Mindanao und Süd-Luzon erklären, gleichzeitig aber auch z. B. das Auftreten luzonischer montaner Nagetiere (Hydromyinae) auch im australischen Gebiet.

Nach dieser flüchtigen Skizze wenden wir uns der **Neogaea** zu. Sie stimmt mit der Notogaea darin überein, daß ihr recenter Tierbestand gleichfalls Marsupialia besitzt. Sie gehören allerdings einem anderen Formenkreise an insofern, als die australischen Diprotodontia fehlen und von den Polyprotodontia nur die Familie der Didelphyidae vertreten ist. Also gerade die Familie, die früher auch im holarktischen Gebiet auftrat, und zwar in Europa bis zum Oberoligocän, in Nordamerika aber bereits im Mitteloligocän ausstarb. Warum dies geschah, ist dunkel, doppelt so im Lichte der Tatsache, daß der Opossum sich heutzutage in den Vereinigten Staaten zwischen Monodelphia offenbar sehr wohl fühlt. Man nahm früher an, daß er dorthin aus Süd-Amerika eingewandert sei, ebenso wie das Baumstachelschwein (Erethizon). Beide haben sich aber als ursprüngliche Mitglieder des Tierbestandes Nord-Amerikas herausgestellt.

Seitdem O. Thomas den Caenolestes aus Ekuador beschrieb, ist die scharfe Grenze zwischen Polyprotodontia und Diprotodontia abgeschwächt und damit auch die scharfe Scheidung zwischen australischen und süd-amerikanischen Marsupialia. Um so mehr als Caenolestes vermutlich ein lebender Repräsentant der + Epanorthidae ist. Diese von Ameghino in den Santa Cruz-Schichten Patagoniens entdeckte Familie, die er mit anderen seiner Abteilung der Paucituberculata unterordnete, zeigt aber unverkennbar eine Mischung von polyprotodonten und diprotodonten Merkmalen.

Wenn somit gegenüber der universalen Verbreitung der Marsupialia in der geologischen Vergangenheit, deren heutige Beschränkung auf die Noto- und Neogaea auffällt, so ist andererseits zu beachten, daß diese beiden Regionen weiterhin Schöpfungscentren wurden oder Centra adaptiver Anpassung für sehr verschiedenartige Marsupialia. Dabei spezialisierte sich aber Süd-Amerika schließlich in der Richtung der durchgehends kleinen Didelphyidae. Die wenigen größeren Formen wie Didelphys marsupialis und ihre Unterarten konnten sich durch ihre räuberische Natur, Chironectes durch die Anpassung an das Leben im Wasser zwischen den Monodelphia erhalten. Daß hier, im Gegensatz zu Australien, größere Formen, die, wie dort die Känguruhs, der Beutelwolf, der Beutelmarder, der Wombat, in Lebensgewohnheit die Ungulaten, Carnivoren, Nager nachahmen, nicht zur Ausbildung kommen, lag wohl daran, daß die Fauna von Süd-Amerika einen ganz anderen Weg ging und sich aus zwei scharf getrennten Elementen zusammensetzt, aus einem uralten autochthonen und daneben einem weit jüngeren, das herstammt

von Immigranten aus dem nearktischen Gebiet, die vom Obermiocän ab datieren. Bis zu dieser Periode waren Nord- und Süd-Amerika vom Eocän ab getrennt, wenigstens insoweit die Verbindung beider über Zentral-Amerika ging, da dieses in heutiger Gestalt bis ins Miocän hinein nicht bestand, wie noch jüngsthin W. B. Scott (1924) klar dargelegt hat. Allerdings spricht vieles dafür, daß es im Miocän wohl eine westlicher gelegene, wenn auch beschränktere Verbindung beider Kontinente gegeben habe, die Scharff zwischen Patagonien und das westliche Nord-Amerika sucht. Unser Raum gestattet aber nicht hierauf näher einzugehen, ebensowenig wie auf die wichtigen Theorien von v. Ihering, wonach die heutige Gestalt von Süd-Amerika erst von jüngerer Zeit ist. Noch im Oligocän bestand es aus zwei Landmassen: Archiguiana und Archiplata, durch einen schmalen Isthmus verbunden. Von diesen wird von verschiedenen Autoren hypothetisch angenommen, daß sie verschiedene Beziehungen hatten zu anderen Festländern, wie Scharff 1911 übersichtlich dargestellt hat. Zugegeben aber wird eine vorherrschende Isolierung des überwiegenden Teiles Süd-Amerikas, wodurch sich in selbständiger Weise ein sehr eigentümlicher und reicher Tierbestand entwickelte.

Dadurch ist Süd-Amerika durch eine große Zahl ihm eigener Säuger charakterisiert.

Da ist an erster Stelle die Ordnung der Xenarthra zu nennen, die ausschließlich auf dieses Gebiet beschränkt ist; denn die einzelnen Formen, die sich bis in die nearktische Region ausdehnen, sind zweifelsohne Einwanderer neueren Datums. Ihrer geschieht im systematischen Teil ausführlicher Erwähnung. Dort wird sich auch zeigen, daß sie bereits zahlreicher sind im **sonorischen Übergangsgebiet**; was auch für andere, der Neogaea eigentümliche Säuger gilt. Jenes von Merriam begründete Gebiet beginnt ungefähr am 45.° nördl. Br., erstreckt sich vom pazifischen zum atlantischen Ozean und reicht im Innern Mexikos südlich bis über den Wendekreis des Krebses hinaus. Es ist ein Mischgebiet, das gleichsam eine Brücke bildet für wechselseitigen Austausch zwischen Nord und Süd. Diese Brücke hat wohl erst nach dem Miocän bestanden; Zweifel besteht aber bezüglich ihrer Dauer bis in die Jetztzeit. Vieles spricht dafür, daß sie in der Zwischenzeit unterbrochen war und somit beitrug zur erneuten isolierten Ausbildung der südamerikanischen Fauna.

An dieser Isolierung hat letztere zu danken die ihr eigentümlichen Dicotylidae, die Lamas und den Tapir: lauter Ungulaten, die ursprünglich von Norden herstammten. In Süd-Amerika bildeten sich aus der postmiocänen Invasion die telemetakarpalen Hirsche: Mazama (Coassus), Hippocamelus (Furcifer) und Blastocerus aus, während uns gewohnte Formen aus den Abteilungen der Rinder und Antilopen ganz fehlen. Im systematischen Teil wird sich aber Gelegenheit bieten, darzulegen, daß in der Vorzeit Süd-Amerika verschiedene, ihm eigentümliche Ungulatenabteilungen besaß, die jedoch ausgestorben sind. Auffallend genug erfuhr dieses Los auch das Pferd, und zwar erst in quarternärer Zeit. Noch vor so junger Zeit durchschwärmten Herden von Neohippus oder Equus die Flächen Süd-Amerikas. Die herrschende Ansicht ist, daß erst die Spanier die Pferde einführten, die heute verwildert ihre ausgestorbenen Verwandten vertreten.

Auffallender noch ist, daß Insectivora dem kontinentalen Süd-Amerika ganz fehlen; denn nur von den nordamerikanischen Genera Sorex und Blarina treten einzelne Vertreter auf, die aber die Landenge von Panama südwärts nicht überschreiten. Dagegen bildet Solenodon auf Cuba und Haiti die

Familie der Solenodontidae, die ihre nächsten Verwandten in Centetes auf Madagaskar hat. Wir lassen hierbei die Frage unbesprochen, ob + Necrolestes den Marsupialia unterzuordnen sei oder aber den Insectivora, bei denen wir ihn näher behandeln werden.

Von Carnivora sind die Mustelidae durch Putorius, Grison, Tayara (Galera) und Conepatus so sparsam vertreten, daß ihre spätere Einwanderung wahrscheinlich ist. Die Hyaenidae und Viverridae fehlen. Von Ursidae kommt nur Ursus ornatus und frugilegus vor; ihr lokalisiertes Vorkommen und ihre Herkunft ist zur Zeit rätselhaft; zahlreicher sind die Katzen. Die Hunde sind durch den auffälligen Canis jubatus und Speothos (Icticyon) repräsentiert; charakteristisch sind für unser Gebiet die Waschbären, Procyonidae, die, abgesehen vom asiatischen Ailurus, auf Amerika beschränkt sind und im Süden Charakterformen haben wie Potos (Cercoleptes), Procyon, Bassaricyon, Bassariscus, Wagneria, Nasua.

Wir müssen ferner noch der Rodentia gedenken, da sie durch Gruppen, wie die Caviidae, Chinchillidae, Capromyidae, Octodontidae, Erethizontidae der südamerikanischen Fauna ein eigenes Gepräge geben und sie zu der an endemischen Nagern reichsten machen, während in ihr die Murinae, Hystricidae, Ctenodactylidae, Castoroidea fehlen und die Sciuridae nur spärlich vertreten sind. Endlich sei an die Hapalidae und Cebidae erinnert als für Süd-Amerika durchaus typische Affen; Lemuroidea fehlen dagegen gänzlich. Schließlich gibt die Fauna von Süd-Amerika Anlaß, einer ihr eigenen biologischen Erscheinung zu gedenken. Der auffallenden Tatsache nämlich, daß verschiedene ihrer Tierstämme, die Marsupialia, Xenarthra, Rodentia, Carnivora, Affen, soweit sie die Urwälder bewohnen, in ihren arboricolen Vertretern im Besitze eines Greifschwanzes sind, während er den Baumbewohnern der tropischen Wälder der Alten Welt fast ganz fehlt.

Durch das sonorische Übergangsgebiet gelangen wir in die **nearktische Subregion,** die mit der paläarktischen zur **holarktischen** Region vereinigt wird. Allerdings hat sich auch Opposition hiergegen verlauten lassen. Die Übereinstimmung zwischen beiden Gebieten ist in der Tat denn auch nicht so groß, wie häufig angenommen wird, namentlich wenn man von der Species ausgeht. So wird von Fledermäusen, obwohl man es hier mit einer sehr beweglichen und für Verbreitung geeigneten Gruppe zu tun hat, die bereits vom Eocän ab notorisch besteht, als gemeinsam nur Eptesicus (Vesperugo) serotinus (Schreb.) genannt, es handelt sich tatsächlich aber um eine amerikanische Varietät, wo nicht Species E. fuscus (Beauv.). Man darf hierbei aber nicht vergessen, daß die Landbrücke, die jedenfalls Nord-Amerika und Eurasien (die paläarktische Region also) verband, so nördlich gelegen haben kann, daß hier eben nur Tiere passieren konnten, die niedrigere Temperaturen vertrugen als die Mehrzahl der Fledermäuse. Dafür sprechen eigentlich auch die übrigen Säugetiere. Ungefähr ein Zehntel derselben sind gemeinschaftlich, von diesen ist die Mehrzahl: Tamias, Citellus (Spermophilus), Lemmus (Myodes), Lepus variabilis, Hermelin, Rentier, Vielfraß, Eisbär arktisch oder wie Wiesel, Evotomys, Wolf, Bieber, Elentier, Luchs, die höchstens als Lokalformen sich unterscheiden, hochnordisch. Andererseits weichen zahlreiche gemeinschaftliche Genera, wie Lepus, Sciurus, Microtus (Arvicola), Tamias, Citellus, Sorex, Mustela, Canis, Ursus in ihren Arten voneinander ab. Dies spricht dafür, daß die Verbindung im Anfang des Plistocän oder während desselben bestand. Daraus würde sich auch erklären, daß in Nord-Amerika das Reh, Wildschwein, Dachs,

Maulwurf und alle echten Mäuse fehlen; denn die Hesperomysarten gehören nach O. Thomas den Cricetinae und nicht den Murinae an. Trotzdem fehlt der Hamster. Dagegen zeichnet sich Nord-Amerika Europa gegenüber aus durch Hesperomys, die Saccomyidae, Erethizon, Cariacusarten, Stinktiere, zahlreiche Maulwürfe, ferner durch Einwanderer aus dem Faunengebiete der Neogaea. Unter den obengenannten Tieren verbergen sich bereits einige der letzteren; überhaupt sind erstere der Hauptmasse nach jedenfalls südlichere Formen, die damit außerhalb des Bereiches der als nördlicher gelegen anzunehmenden pliocänen oder plistocänen Brücke nach Eurasien fallen.

Mit Absicht nenne ich hier Eurasien, da sehr viel, z. B. die historische Verbreitung der Kamele (s. diese), dafür zu sagen ist, daß diese Brücke eine nordpazifische war. Als Stütze hierfür wäre, um nur ein Beispiel aus der recenten Fauna zu nennen, das Vorkommen von Neürotrichus (auch Megalobatrachus u. a.) anzuführen.

Aber auch für frühere geologische Zeiten ist diese nordpazifische Verbindung der alt- und neuweltlichen Landmassen zu einem gegenüber den Südkontinenten großen Nordlande anzunehmen. Zeitweilig wurde sie im Laufe der Zeiten unterbrochen und damit den drei konstituierenden Ländern Europa, Asien und Nord-Amerika Gelegenheit gegeben zur Ausbildung autochthoner Arten. Die Geschichte der Tierstämme wird dies weiter unten ausweisen. Dann trat aber wieder im Gebiete der Behringstraße die kontinentale Brücke auf und gab Gelegenheit zur Auswechselung des Tierbestandes zwischen Asien und Amerika. Damit war eine Phase gegeben der Einwanderung allochthoner Arten, die mit der vorigen Phase abwechselte. Die Forschung der Neuzeit hat gelehrt, welche Bedeutung dabei Zentral-Asien zukam als Ursprungsstätte von Säugetierstämmen.

Um aber nochmals auf die jüngste plio-plistocäne Brücke zurückzukommen, so legt Scharff die Brücke über Großbritannien, Norwegen und Spitzbergen. Auch wird behauptet, daß einstmals ein Landkomplex von Island nach Nord-Amerika verlief, da der Atlantische Ozean weit weniger tief gewesen sei. Dafür wird angeführt, daß man das Bett der großen Flüsse Ost-Amerikas weit in den Atlantischen Ozean hinein verfolgen könne, und zwar eingeschnitten in jungtertiäres Gestein. Dieser nordatlantischen Verbindung widersetzt sich aber wieder das Fehlen, im Pliocän und Pleistocän Nord-Amerikas, von westeuropäischen Tieren, wie Elasmotherium, Cervus megaceros, Hippopotamus, während andere, wie Mastodon, Mammut, Tapir usw. vorkommen.

Im vorstehenden haben wir bereits eine Reihe von Säugern genannt, die charakteristisch sind für die heutige **holarktische** Region. Als bezeichnend für sie ist ferner das Fehlen von Monotremata, Marsupialia, Proboscidea, Hyracoidea und sämtlicher Tiere, die gewöhnlich als Edentata zusammengefaßt werden. Achten wir mehr insonderheit auf die paläarktische Subregion, so finden wir die Primaten nur durch Macacus sylvanus (inuus) auf Gibraltar (eingeführt?) und in Nord-Afrika, durch Macacus lasiotis in der Umgebung Pekings, durch M. fuscatus (speciosus) in Japan und durch Rhinopithecus roxellanae in Tibet vertreten; es sind dies sozusagen nördliche Pioniere dieser Ordnung. Von Charaktertieren sind aus den Ungulata Camelus, Moschus und Capreolus zu nennen; von Cavicornia: Ovis, Capra, Saiga, Pantholops und Rupicapra. Somit treten im Gegensatz zum äthiopischen Gebiet die Antilopen sehr zurück. Charakteristische Rodentia sind die Myoxidae und Dipodidae. Von den Carnivora sind hervorzuheben

Meles, Aeluropus und Aelurus, letzterer als einziger außeramerikanischer Vertreter der Procyonidae; von Insectivora Crossopus, Desmana (Mygale), Nectogale.

In unserer Tabelle wurde das **mediterrane Übergangsgebiet** in Haken vorgeführt, da das letzte Wort über dieses Gebiet noch nicht gesprochen ist, wie namentlich aus Kobelts neuesten Darlegungen hervorgeht. Die Differenz der Meinungen über diesen Punkt fällt aber außerhalb unseres Rahmens. Eine kurze Skizze über das **äthiopische** Gebiet möge daher sofort folgen.

Zunächst ist wichtig, daß ihm Monotremata, Marsupialia und Xenarthra ganz fehlen. Namentlich das Fehlen von Marsupialia ist hervorzuheben, da man wiederholt für die Verbreitung der Marsupialia über Süd-Amerika und Australien einen antarktischen Kontinent zu Hilfe gerufen hat. Derselbe sollte sich in vortertiärer Zeit über das heutige, 3000 und mehr Meter tiefe Meer erhoben, längere oder kürzere Zeit mit den Südspitzen der Kontinente in Verbindung getreten und Tiermaterial an diese abgegeben haben. Dieser Annahme gegenüber muß es auffallen, daß Südafrika keine Beuteltiere besitzt.

Andererseits sind manche Autoren der Ansicht, daß es verschiedene Anzeichen dafür gäbe, daß Afrika und Amerika, vielleicht in kretaceischer Zeit oder später, in landfester Verbindung standen. Namentlich Evertebraten, wie besonders Ihering in seiner bekannten Archhelenis-Archinotis-Hypothese dargelegt hat, ferner die Süßwasserfische sollen für solche Verbindung — ganz abgesehen vom Zeitpunkt, in welche sie fiel — Beweismaterial liefern. Diese interessante Frage einer kontinentalen Brücke zwischen Brasilien und Äthiopien, ebenso wie die Hypothese Wegeners von einer ehemaligen Aneinanderlagerung der Südkontinente berühren uns hier weniger, da bisher die Säugetiere nur fragwürdige Beweisstücke in dieser Materie lieferten. Im systematischen Teil wird sich Gelegenheit bieten, diesbezüglich auf einen vermuteten Zusammenhang bei den Proboscidea, Hyracoidea und bei Chrysochloris zurückzukommen.

Das äthiopische Gebiet hebt im Norden an mit dem nördlichen Wendekreis. Was nordwärts von ihm liegt, gehörte im Pliocän zum paläarktischen Gebiet. Hierbei bildete die Sahara und die nubische Wüste ein Grenz-, gleichzeitig aber ein Übergangsgebiet. Diese Wüstenstriche müssen bereits lange bestehen, wie denn Afrika überhaupt ein alter Kontinent ist, der im Jura und der Kreide bedeutend kleiner war, auch noch im Eocän, namentlich nach Norden und Osten hin, der aber gerade hier wuchs und Verbindung erhielt mit Südeuropa und Arabien. Gerade letztere Verbindung, somit die mit dem orientalischen Gebiet muß über den heutigen Golf von Aden und von Oman hinüber bis ins spätere Pliocän angedauert haben. Das beweist der gemengte Charakter der heutigen Fauna von Oman [O. Thomas], das beweist das Vorkommen von Arten von Hemitragus in Südarabien, im Himalaja, im Süden Vorderindiens und fossil in den Siwaliks [Lydekker].

Zu gleichem Schlusse führen die Erinaceidae. Die 17 Arten von Erinaceus sind über die paläarktische Subregion, über Indien, Arabien und Afrika verteilt. Nach Leches Untersuchung sind die indischen Formen die ursprünglichsten; sie schließen sich am engsten an die indo-malayischen Gymnurini und an den ausgestorbenen Necrogymnurus an. Im Eocän hatte letzterer mit Palaeoerinaceus dasselbe Wohngebiet. Gegenwärtig schließen die Gymnurini und Erinaceini einander aus, doch sind erstere und die primitivsten Erinacei einander benachbart, woraus folgt, daß das

orientalische Gebiet der Ausgangspunkt war, von wo Erinaceus in Äthiopien einwanderte. Ähnlich mag sich verhalten der orientalische Tragulus und der westafrikanische Hyomoschus. Übrigens gibt es mehr Parallelformen zwischen beiden Gebieten, z. B. Paradoxurus und Nandinia; Linsanga und Poiana, von denen jedesmal der letztgenannte in Afrika zu Hause ist. Auch haben die äthiopischen Lemuroidea engere Beziehungen zu den orientalischen als zu den benachbarten Madagaskars.

Es würde uns zu weit führen, darzulegen, daß Äthiopien auf faunistische Tatsachen hin sich in weitere Unterabteilungen zerlegen läßt, die auch physiognomisch sich unterscheiden.

Es möge genügen, auf die große Zahl endemischer recenter Familien zu weisen; solche sind die Orycteropodidae, Macroscelididae, Chrysochloridae, Potamogalidae, Protelidae, Lophiomyidae, Anomaluridae, Hyracoidea, Hippopotamidae, Giraffidae.

Daneben fällt auf das gänzliche Fehlen von Cervidae, Tapiridae, Castoridae, Ursidae, Talpidae und Sus.

Ein ganz eigener Charakter wird der äthiopischen Fauna aber aufgedrückt durch die zahlreichen, meist in Herden lebenden Ungulaten. In den offenen, grasreichen Strichen des Südens und Ostens sind es die Antilopen, die Giraffen und die verschiedenen gestreiften Equiden. In den Waldgebieten Elefanten, Hyomoschus, einzelne Arten von Rhinoceros, von Procavia, von Antilopen und Okapia.

Nicht minder wichtig sind aber die durch Tullberg, Stehlin und Osborn eingeleiteten Überlegungen, die dahin zielten, daß Äthiopien, entsprechend seinem unabhängigen kontinentalen Charakter, während des Tertiärs ein Ursprungszentrum für manche Tierstämme sei. Die paläontologische Forschung von Andrews, Schlosser, Stromer u. a. haben dies bestätigt. Heutzutage gilt Afrika als die Geburtsstätte der Hyracoidea, Proboscidea und Sirenia; ferner der + Embrithopoda und + Zeuglodontia.

Daß von der äthiopischen Region Madagaskar abzutrennen und zu der **madagassischen Region** zu erheben sei, dazu zwingen die wesentlichen Unterschiede seiner Fauna.

Es wird vorwiegend durch Lemuroidea bewohnt. Unter diesen steht Chiromys ganz für sich, aber auch die übrigen, die sich als Lemurinae zusammenfassen lassen, unterscheiden sich — wir erinnern nur an den Bau des Tympanicum — wesentlich von den afrikanischen und orientalischen Halbaffen. An zweiter Stelle ist Madagaskar die Heimat der Centetinae, Geogalinae und Oryzorictinae, somit verschiedener Insectivora, die nur hier vorkommen. Auch die Nagetiere Madagaskars: Brachytarsomys, Nesomys, Hallomys, Brachyuromys, Hypogeomys, Gymnuromys, Eliurus, die früher den Cricetinae untergeordnet wurden, bilden nach Forsyth Major die selbständige Familie der Nesomyidae, die ausschließlich madagassisch ist.

Vielleicht auffallender als diese Reihe endemischer Formen ist die negative Tatsache, daß trotz der Nähe Afrikas dessen Fauna in Madagaskar nicht repräsentiert ist. Unter den Primates fehlen die Affen und sind seine Halbaffen ganz eigener Art. Das gilt auch für die Rodentia, wie wir sahen. Von Carnivora sind nur die Viverridae durch die endemischen: Fossa, Eupleres, Galidia, Galidictis und Salonoia (Hemigalidia) vertreten, sowie durch die eigentümliche Cryptoprocta, die früher zu den Felidae gerechnet wurde. Orycteropodidae und Manidae fehlen gleichfalls; von Marsupialia und Monotremata gar nicht zu sprechen. Von Ungulata endlich kommt nur Pota-

mochoerus larvatus vor. Dieses Schwein ist offenbar von Afrika eingewandert, wo 4 weitere Arten leben, ebenso wie im Pliocän Hippopotamus, der aber bereits im Plistocän ausstarb [F. Major]. Es bleibt keine andere Wahl als anzunehmen, daß damals die Mosambiquestraße seichter und schmäler war, so daß beide amphibiotische Tiere hinübergelangen konnten, was aber anderen afrikanischen Arten nicht möglich war. Aber auch diese unvollständige Brücke hat offenbar nur vorübergehend bestanden.

Wohl aber muß in langverflossener Zeit Madagaskar mit dem damaligen indo-afrikanischen Faunengebiet in Zusammenhang gewesen sein; denn trotz aller gegenwärtigen Verschiedenheit entstammen die indo-afrikanischen und madagassischen Prosimiae einer Wurzel, auch weisen die Carnivora auf solche alte Beziehungen. Ähnliche Ansichten äußerte auch Grandidier (1905).

Wenden wir uns zum Schlusse der **orientalischen Region** zu, so erhellt aus dem oben bei der äthiopischen Region Erörterten zur Genüge, daß nach Westen die Grenze des indischen Faunengebietes, an und für sich schon schwankend, stets mehr sich verflüchtigt, je mehr wir zeitlich zurückgehen. Halten wir uns aber an die Gegenwart, so wird es künstlich im Westen bis Persien ausgedehnt, grenzt somit hier an das paläarktische Gebiet. Im Norden wird es von diesem getrennt durch den Himalaja, umfaßt dann weiter Burma, Tenasserim und das sogenannte Indo-China, die Philippinen und dehnt sich schließlich über die Malayische Halbinsel auf die großen Sunda-Inseln aus. Hier sollte dies Gebiet nach Wallace eine scharfe Grenzlinie gegen Osten haben: die vielberufene „Linie von Wallace", die zwischen Borneo und Celebes und südlich zwischen Bali und Lombok verlaufen sollte. Sie sollte das asiatische vom australischen Gebiete scharf scheiden. Wir wissen jetzt, daß dies eine Fiktion war. Ostwärts von dieser Linie kommen wir vielmehr in das **indo-australische Übergangsgebiet,** ein Mischgebiet, in welchem — allgemein gesagt — die asiatischen oder orientalischen Faunenelemente abnehmen, die australischen ganz allmählich zunehmen in dem Maße als wir uns ostwärts begeben. Es handelt sich eben um Reste kontinentaler Massen, die einstmals Australien und Asien verbanden. Im Eocän wurde dieses Land durch teilweise Untertauchung aufgelöst. Bedeutendere Niveauveränderungen traten im Miocän ein, indem Einbrüche dem Archipel tiefe Seen gaben, andererseits Länder wie Celebes emportauchten. Im Westen traten Landverbindungen mit dem kontinentalen Asien auf, welche Zugstraßen wurden für orientalische Tiere. Der labile Charakter bewahrte sich aber namentlich im zentralen Teil des Archipels und führte durch Faltungsvorgänge im Plistocän zur Bildung der charakteristischen, als Celebes-, Banda-, Flores-See bekannten Tröge; so daß erst in dieser Zeit die Inselwelt des Archipels ihre heutige Gestalt erhielt, jedoch unter Ereignissen, welche die Mehrzahl jener tertiären Einwanderer, die uns auch aus den Siwaliks und der untergegangenen Narbadda-Fauna Indiens bekannt sind, vernichtete. Gleichzeitig hatte aber Einwanderung jüngerer asiatischer Formen statt; sie geschah am längsten in die großen Sunda-Inseln: Sumatra, Java und Borneo hinein, die damit faunistisch sich dem orientalischen Faunengebiet anreihen.

Aber auch im Norden hatte Verbindung mit dem asiatischen Kontinent statt. Ich erinnere nur an die auf S. 14 genannte Molukken-Philippinen-Formosa-Brücke. Eine jüngere Abzweigung derselben führte, nachdem die ältere Verbindung mit den Molukken und Neu-Guinea aufgehoben war,

nach Borneo und Celebes. Letztere führte wahrscheinlich dieser, auch zoogeographisch merkwürdigen Insel eine ältere, vielleicht mitteltertiäre Besiedelungsschicht zu, welcher einzelne endemische Charaktertiere durchaus asiatischen Gepräges angehören. Als zweifelhaft bezüglich seiner Herkunft nenne ich Paradoxurus musschenbroeki. Ferner das Miniatur-Rind Anoa, der im Mindoro-Büffel vielleicht seinen nächsten Verwandten hat; den nur dem Norden dieser Insel angehörige Schopfpavian Cynopithecus niger und endlich den nicht minder merkwürdigen Babirussa, der nach Stehlin möglicherweise ein modifizierter Palaeochoerus ist, der seit dem Miocän seinen eigenen Weg ging. Insulärer Abschluß hat bei der Ausbildung dieser Tiere wohl eine bedeutende Rolle gespielt, der auch Macacus maurus von Süd-Celebes sein Entstehen verdankt. Im Gegensatz zu ihnen stehen später eingewanderte orientalische Tiere aus dem Westen, während östliche Verbindung mit dem australischen Gebiet Einwanderung von Phalanger gestattete: das westlichste Beuteltier, das sich im Archipel außerdem bis Timor ausdehnte.

Der obengenannte orientalische Faunencharakter ist natürlich nicht gleichmäßig über ein Land verteilt von der Ausdehnung und physischen Verschiedenheit des fraglichen Gebietes, das neben Wüstenstrichen das höchste Bergland der Erde enthält; ferner warme Waldgebiete, versengend heiße Ebenen und ausgedehnte Inseln mit feuchtwarmem Klima. Dementsprechend hat man denn auch eine Verteilung der Region vorgenommen, die bei Wallace wie bei Blanford 6 Subregionen umfaßt. Weiterer Wert als einen rein faunistischen oder als Ausdruck des derzeitigen Charakters eben dieser Subregionen kommt ihnen aber nicht zu. Es ist ja schon schwierig, die Region selbst gegenüber der paläarktischen, der äthiopischen und der australischen abzugrenzen. Gegenüber letzterer erkannten wir bereits als offizielles Übergangsgebiet das indo-australische.

Oben wurde ferner die Fauna von Oman als ein Mischgebiet zwischen der orientalischen und äthiopischen Fauna angegeben und hervorgehoben, daß deren Wechselbeziehungen die innigsten sind und zunehmen in dem Maße, als wir aus der Gegenwart in die Vergangenheit uns begeben. Dabei brauchen wir nicht weiter zurückzugehen als bis zur untergegangenen Fauna der Siwaliks und nicht einmal Lemurien oder Gondwana-Land, die oben genannt wurden, wieder emportauchen zu lassen.

Endlich die Grenze gegenüber der paläarktischen Region. Diese liefert heute die Himalajakette. Hier reichen sich aber Bergformen beider Gebiete die Hand. Ausgiebiger ist dies der Fall im Nordwesten, wo offene Wüsten weiten Zugang geben zu der paläarktischen Fauna. Der Natur des Landes nach ist das aber ein Zugang, der nur offen steht für Säuger, die trockener, wüstenartiger Ebene angepaßt sind.

Unter solchen Verhältnissen kann es nicht ausbleiben, daß trotz des Reichtums an Tieren nur drei endemische Abteilungen zu nennen sind: die Ordnung der Dermoptera (Galeopithecidae), die Familie der Tupaiidae und die Unterordnung der Tarsioidea. Auffallend genug sind es altertümliche Formen, die im Südosten der Region sich erhielten. Dieser kommt überhaupt ein konservativer Charakter zu trotz all der Niveauveränderungen und weiterer Geschehnisse, die wir oben kurz für den indo-australischen Archipel andeuteten und denen auch die großen Sunda-Inseln, die uns hier interessieren, unterworfen waren. Heben wir die für das orientalische Gebiet charakteristischen Genera heraus, so zeigt sich, daß die Mehrzahl derselben, wo nicht dem malay-

ischen Gebiet angehörig, dann doch wenigstens in demselben vorkommen. Das malayische Gebiet umfaßt aber die großen Sunda-Inseln und Malakka. Zum Beweise nenne ich : *Simia*, *Hylobates*, *Nasalis*, *Semnopithecus*, *Nycticebus*, *Tarsius*, *Galeopithecus*, *Tupaia*, *Ptilocercus*, *Gymnura*, *Hylomys*, *Viverricula*, *Hemigalus*, *Linsanga*, Paradoxurus, *Macrogalidia*, *Arctogale*, *Arctitis*, *Cynogale*, Helictis, *Mydaus*, *Rheithrosciurus*, Pteromys, *Chiropodomys*, *Pithecheirus*, *Trichys*, Cervulus, Tragulus. Von diesen sind die kursiv gedruckten dem malayischen Gebiet eigen und haben höchstens einen vereinzelten Ausläufer nach Burma, Indo-China und den Philippinen: Gebiete, welche von dem eigentlich malayischen nur unvollständig getrennt sind. Nur wenige endemische Genera bleiben nun noch übrig, die dem übrigen Teil der orientalischen Region allein angehören: Es sind dies Loris, Soriculus, Melursus, Ailurus, Nemorrhaedus, Tetraceros, Antilope, Boselaphus und verschiedene Genera von Mäusen, die namentlich von den Philippinen her bekannt geworden sind, aber vermutlich weitere Verbreitung haben.

Außer durch obengenannte endemische Formen erhält die orientalische Fauna im allgemeinen ihre Facies durch zahlreiche Sciuridae, durch Antilopidae, Manidae, Proboscidea, Viverridae und Rhinocerotidae, somit durch Gruppen, die außerdem ausschließlich äthiopisch oder doch dort reichlich vertreten sind. Ein anderer Teil der Fauna ähnelt dagegen der paläarktischen. Dies sind die Ursidae, die plesiometakarpalen Hirsche, die Ovidae, Capridae und zahlreiche Arten von Sus und Verwandten.

Bisher wurde mit keinem Worte der Meeressäugetiere: der Cetacea und Sirenia, Erwähnung getan, auch wurden die Chiroptera nur ganz vorübergehend genannt. Für die Verbreitung dieser Abteilungen sei auf deren spätere Behandlung verwiesen.

I. Unterklasse: Monotremata.

I. Ordnung: Monotremata.

(Ornithodelphia Blainv., Prototheria Gill.)

Eine Anzahl primitiver Merkmale, die teilweise an Reptilien, jedenfalls an die Organisation unterhalb der Säugetiere stehender Vertebraten erinnern, unterscheiden von allen übrigen Säugetieren einige, nach zwei Richtungen hin divergierende Gattungen, die dem australischen Gebiete angehören. Trotz ihrer geringen Anzahl sind sie doch von großer Bedeutung; denn wenn sie auch für ihre besondere Lebensweise hohe Spezialisierung erreichten, die auf eine lange Vorgeschichte weist, so haben sie andererseits manche Charaktere bewahrt, die gewiß den Stammeltern der Säugetiere zukamen. Von diesem Gesichtspunkt aus wurden sie Prototheria genannt. Für St. George Mivart und andere waren diese Charaktere selbst so schwerwiegend, daß sie die Monotremata völlig von den übrigen Mammalia schieden und einen diphyletischen Ursprung für erstere und letztere annahmen.

Ältere Namen für Ornithorhynchus, Echidna[1]) und Zaglossus (Proechidna): die drei Repräsentanten dieser kleinen Unterklasse der Säugetiere, sind Ornithodelphia de Blainville oder Monotremata Geoffroy. Namen, die darauf hinweisen, daß diese „Kloakentiere" im Bau der weiblichen Geschlechtsorgane den Vögeln, oder wie wir jetzt eher sagen würden: den Reptilien sich nähern.

Daß die Monotremen echte Säugetiere sind, beweist sofort schon die mit Haaren dicht bedeckte Haut. Bei den Echidnidae ist sie, soweit sie dem Lichte zugekehrt ist, mit Stacheln untermengt, und zwar größeren, die bei ihrer ersten Anlage [Römer] in Längsreihen angeordnet sind, und zerstreut stehenden kleineren. Beide entsprechen Stammhaaren (Bd. I, 13), aus denen sie sich nach Toldt, in lückenloser Reihe ableiten lassen. Außerdem finden sich, an der Bauchfläche ausschließlich, echte Haarbündel. Durch Komplikation hat also das Haarkleid ursprüngliche Zustände eingebüßt. Letztere äußern sich aber noch in kleinen, runden, tuberkulären Erhebungen: Cutispapillen, in regelmäßiger Anordnung und Verteilung über den Körper, die Römer als letzte Reste eines Schuppenkleides betrachtet. Andeutungen von Schuppen zeigt auch noch die Schwanzhaut von Ornithorhynchus. Das Haarkleid besteht bei diesem Geschlecht aus alternierenden Haargruppen mit stärkerem Mittelhaar, dem zur Seite Haarbündel auftreten. Es stimmt mit dem der Echidnidae darin überein, daß auch hier Haare auftreten mit flächenhafter Verbreiterung im apikalen Teil, eine sonst äußerst seltene Erscheinung.

Die Haarbälge besitzen bei beiden Gattungen alveoläre Drüsen (Talgdrüsen). Tubulöse Drüsen treten bei Echidna zurück, da sie, abgesehen von den Mammardrüsen, nur in der Nähe des Mammarorgans, und zwar hier sehr stark ausgebildet, vorkommen und in den Follikelhals der Haarbündel münden; ferner, nach v. Eggeling, in voluminöser Form am Ende der Schnauze, im knorpeligen Gehörgang, in der Umgebung der Kloake an deren Übergang zur äußeren Hautdecke, endlich innerhalb der Augenlider, denen Meibomsche Drüsen fehlen. Bei Ornithorhynchus sind sie allgemein verbreitet in den Bündelhaaren.

Diese den Schweißdrüsen entsprechenden Drüsen, die ein wichtiges Säugetiermerkmal sind, erlangen bei den Monotremen besondere Bedeutung, da sie die Mammardrüsen bilden. Zu dem Zwecke werden es lange, gewundene, wiederholt verästelte Schläuche mit kubischem bis zylindrischem sekretorischen Epithel, das umgeben wird von einer Lage von kontraktilen Faserzellen. Diese in Bd. I, S. 39 beschriebenen Drüsen liefern in ihrer Gesamtheit einen jederseits in der Bauchhaut gelegenen, platten ovalen Körper, der auch beim Männchen gut entwickelt sein kann und die primitivste Art von „Milchdrüse" darstellt, da die Drüsen nicht vereinigt durch eine Zitze nach außen ausmünden, sondern getrennt durch zahlreiche Öffnungen auf einem „Drüsenfelde". Dies ist oval von Form, hat eine starke Lage glatter Muskeln und ist ausgestattet mit langen „Mammarhaaren", so genannt, weil sie im funktionierenden Apparat eine wichtige Rolle bei der Überleitung des Sekretes in den Mund des jungen Tieres spielen. Von diesem

1) Nach den Prioritätsregeln müßte dies Genus Tachyglossus Illiger 1811 heißen, da der Name Echidna G. Cuvier (1798) für dasselbe bereits für eine Fischgattung durch Forster (1788) benutzt war. Eine stattliche Reihe von Mammologen hat sich aber für die Erhaltung des universal bekannten Namens ausgesprochen (Proc. Zool. Soc., London 1924, p. 345).

Sekrete wissen wir auch heute nicht viel mehr, als daß es eine dicke, etwas gelbliche Substanz ist, die sich als Eiweißkörper erwies, dem Milchzucker zu fehlen scheint; wir wissen, daß auch bei gewissen Antilopen die ebenfalls tubulösen Drüsen des Antorbitalorgans ein globulin- und albuminhaltiges Sekret abscheiden. Die „Milch" der Monotremen muß wohl, da Zitzen fehlen, so zäh sein, daß sie nicht abfließt, sondern vom Jungen abgeleckt werden kann.

Daneben tritt bei Echidna ein Brutbeutel auf. Seine Entwicklung (I, S. 38) beginnt nach Bresslau bereits mit dem Ausschlüpfen der jungen Echidna aus dem Ei. Sie führt schließlich bei der ersten Trächtigkeit zur Ausbildung des unpaaren, nach vorne offenen geräumigen Beutels, der umfaßt wird von einem Sphincter, der sich von Muskelfasern des Panniculus carnosus herleitet. In diesem Beutel, der nach Bresslau genetisch vom Marsupium der Marsupialia abweicht, nur eine parallele Bildung desselben ist und daher besser Incubatorium genannt wird, werden die beiden Eier ausgetragen. Dabei nimmt er mit dem Größerwerden der Jungen in Ausmaß zu, um nach deren Entlastung zu verstreichen [Semon]. Er ist somit keine bleibende Einrichtung, sondern an die Trächtigkeitsperioden gebunden. Bei Ornithorhynchus ging der Beutel, wohl infolge des Wasserlebens, verloren. Wir müssen annehmen, daß hier die Eier bebrütet werden.

Durchaus eigentümlich ist für Monotremen die Schenkeldrüse (Glandula cruralis s. femoralis), ein Fingerzeig gleichzeitig für den innigen genetischen Zusammenhang — trotz aller Verschiedenheit — der Echidnidae und Ornithorhynchidae. Bei letzteren liegt sie dorsal vom Acetabulum neben der Wirbelsäule, bei Echidna in der Kniekehle unter dem Panniculus carnosus. Sie scheint den tubulösen Drüsen zuzuzählen zu sein, deren Tubuli nur zeitweise acinösen Charakter annehmen; sie besitzen eine Lage glatter Muskeln [Martin und Tidswell]. Ihr langer Ausführungsgang mündet an der Innenseite des Tarsus. Dies geschieht durch den durchbohrten Sporn, der als Knochenkegel auf dem Tibiale (tibiales Sesambein) sitzt, das mit der Tibia artikuliert und beim männlichen Ornithorhynchus, weniger bei Echidna, das größte Knochenstück des Tarsus ist und den Calcaneus aus seiner gewohnten Lage verdrängt. Der mit einem Hornüberzug versehene bewegbare Sporn ist bei Echidna kleiner, aber spitzer als bei Ornithorhynchus. Der Hornüberzug ist wohl mit einem modifizierten Haargebilde zu vergleichen. Den Spornknochen hält Emery für eine Verknöcherung des Bindegewebes. Beim Weibchen tritt der ganze Apparat nur rudimentär auf. Dies spricht dagegen, daß er ein Giftapparat ist; desgleichen seine Lage und die jahreszeitliche Ab- resp. Zunahme der Drüse und ihres Sekretes, was alles auf Beziehungen zum Geschlechtsleben weist, wenn auch bei Experimenten das Sekret in gewissen Monaten auf Kaninchen als tödlich wirkend sich herausstellte. Semon hält denn auch den Apparat für ein sexuelles Erregungsorgan.

Als weitere Eigentümlichkeit der Hautgebilde verdient die Hornbekleidung des Schnabels hervorgehoben zu werden. Bei Echidna überzieht sie den gestreckten oder gebogenen, walzenförmig zugespitzten Schnabel und läßt nur eine kleine Mundöffnung für die wurmförmige Zunge frei. Dieser hornige, glatte Überzug ist wohl die nächste Veranlassung für das Fehlen von Tasthaaren. Über den verbreiterten Entenschnabel von Ornithorhynchus siehe unten; hier sei nur die reichliche Ausbildung von tubulösen Drüsen (in der Literatur als Schleimdrüsen bekannt) erwähnt.

Den ganzen Körper hüllt ein starker Panniculus carnosus ein, der Öffnungen hat zum Durchtritt von Kopf, Schwanz und Extremitäten, sowie jederseits eine schlitzförmige Öffnung, wodurch die Mammardrüsen zum Drüsenfeld ziehen (I, Fig. 32, S. 46). Er befähigt den Körper, sich aufzurollen.

Der namentlich durch van Bemmelen genau beschriebene Schädel zeichnet sich, trotz mannigfacher Spezialisierungen infolge der grabenden und teilweise aquatilen Lebensweise, sowie infolge des Verlustes, wenigstens Rückbildung des Gebisses, aus durch altertümliche und Reptilienmerkmale, die Gregory übersichtlich zusammengestellt hat. Sie berechtigen zu dem Schlusse Gaupps (1907), daß, wenn auch der Monotremenschädel in den wichtigsten Merkmalen den Säugetiertypus zeigt, doch sowohl im Bau des Primordialcraniums wie im Verhalten der Deckknochen neben spezifischen Merkmalen eine Anzahl direkter Reptilienähnlichkeiten zutage tritt, wie sie von anderen Säugern nicht bekannt sind. Mit manchen kleinen Insektivoren und den Chiroptera hat er gemein das frühe Verwachsen seiner Nähte. Verglichen mit den Marsupialia fällt er auf durch seine geräumige Hirnkapsel, die aber beschränkt ist auf das occipitale und parietale Segment. Das Frontale ist verhältnismäßig klein und nach vorn und oben gerichtet. Ein Lacrymale fehlt. Es besteht Andeutung eines Präfrontale; auch, als Unicum unter Mammalia, eines Postfrontale. In seinem Gesichtsteil ist er zu einem Schnabel verlängert, der mit verhornter Haut überzogen ist. Die äußeren Nasenöffnungen liegen bei Echidna an der Spitze des Schnabels, bei Ornithorhynchus mehr nach hinten. Infolge der Größe des Gaumenteils des Palatinum, das aber nicht wie bei Marsupialia Vakuositäten besitzt, liegen die inneren Nasenöffnungen weit nach hinten. Der unpaare

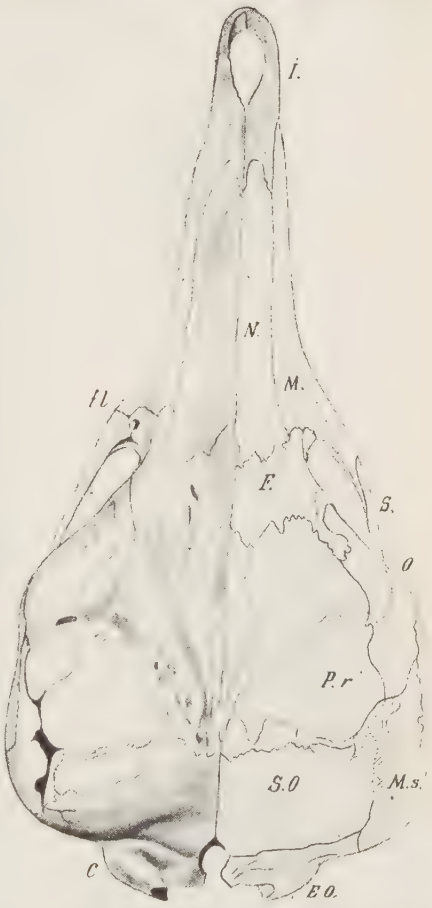


Fig. 1. Dorsalansicht des Schädels von Echidna hystrix, nach van Bemmelen. $^3/_2$ n. Gr. Nur die linke Seite ist körperlich dargestellt, auf der rechten sind die Nähte hervorgehoben. *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *fl* Foramen lacrymale; *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *Pr* Parietale; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale.

Vomer erstreckt sich, namentlich bei Ornithorhynchus, so weit nach hinten, daß er bis an das Basioccipitale reicht, was Broom (1915) Anlaß gab, ihn als Parasphenoid der Reptilien zu deuten. Nach vorn von ihm, zwischen den beiden Canales incisivi, liegt dem Nasenseptum ein Paar kleiner Knochen an, die verschmelzen und als Prävomer bekannt sind, sie sind vielleicht die Homologa des paarigen Vomer der Reptilien. Diese Gebilde wurden bereits in Bd. I, S. 91 ausführlich besprochen, ebenso das Pterygoid, das Anlaß gab zu verschiedenen Deutungen. Uns schien dort das wahrscheinlichste, daß das Pterygoid der Reptilien sowie sämtlicher Säugetiere homologe Gebilde sein. Eine andere Ansicht vertreten z. B. Gaupp und Watson, welche beide das Pterygoid der monotremen und ditremen Säuger als ungleichwertig erachten, über dessen Deutung jedoch abermals verschiedener Ansichten sind. Gaupp nennt das Pterygoid der Monotremen ein Reptilienpterygoid, Watson vergleicht es ebenso wie Kesteven einerseits mit dem Alisphenoid der Säuger und andererseits mit dem Epipterygoid der Reptilien. Beide aber sehen im Pterygoid der viviparen Säuger das Homologon dessen, was sie Parasphenoid der Monotremen nennen, das nach Watson dem Reptilienpterygoid, nach Gaupp dem Basitemporale entsprechen soll, in Wirklichkeit aber wohl den paarigen Basitemporalia von Parker entspricht (I, S. 91). Was man bei Ornithorhynchus Intermaxillare nennt, ist eine Verschmelzung des eigentlichen Intermaxillare, sowie eines früher als Intermaxillare dorsale genannten Knochenstückes, das später Septomaxillare genannt wurde und dem gleichnamigen Knochen der Reptilien, sowie dem Os nariale [Wegener] der Dasypodidae homolog ist und daher auch wohl besser letzteren Namen trägt (I, S. 84). Diese Intermaxillaria verwachsen mit den Nasalia und Maxillaria, und zwar so, daß sie einander dorsalwärts begegnen und bei Echidna, in Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten der Säuger, die knöchernen äußeren Nasenöffnungen umschließen. An Stelle einer eigentlichen Paukenhöhle findet sich nur eine untiefe Grube (Fossa tympanica Denker), die nebst ihrer knöchernen Begrenzung beim Gehörorgan zur Sprache kommen soll. Wie bei einer Anzahl niederer Säuger,

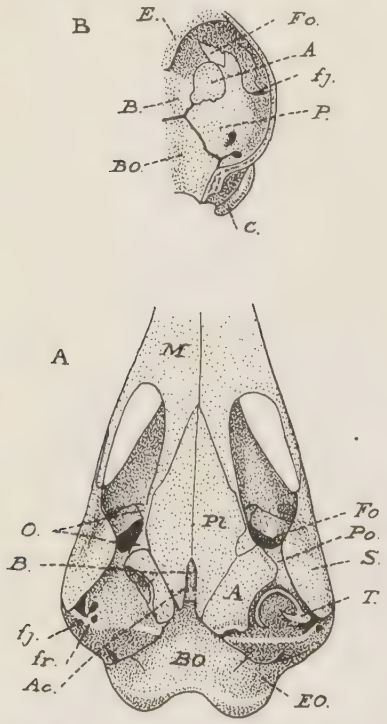


Fig. 2. A. Gaumenfläche des Hinterschädels von Echidna. B. Innere Ansicht der rechten Hälfte der Schädelwand, nach Kesteven.
A Alisphenoid, nach unserer Deutung Pterygoid; *Ac* Foramen caroticum; *B.* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *E* Ethmoid; *EO* Exoccipitale; *fj* Foramen jugulare; *Fo* Foramen ovale; *fr* Fenestra rotunda; *M* Maxillare; *O* Orbitosphenoid; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *Po* Prooticum; *S* Squamosum; *T* Tympanicum.

bleibt das Tympanicum ein oben offener, schmaler Ring, der durch den Hammer vervollständigt wird (Fig. 5). Es weicht aber vom gewohnten Verhalten durch seine fast horizontale Lage ab, die allerdings auch bei einzelnen Insectivora, wie Microgale, vorkommt und allgemein während des embryonalen Lebens auftritt. Es ist aber gewagt, hierin ohne weiteres ein primitives Merkmal zu sehen, da nicht aus dem Auge zu verlieren ist, daß infolge der Rückbildung der Kaufunktion diese Schädelgegend gleichfalls Rückbildung erfahren konnte. Das Tympanicum ist mit dem Schädel nicht verwachsen.

Am Schädel fällt weiter auf, daß das Foramen condyloideum sich vereinigt mit dem Foramen lacerum posterius (For. jugulare); daß das Foramen opticum zusammenfällt mit dem Foramen spheno-orbitale und daß bei Echidna damit auch noch das Foramen rotundum verschmilzt.

Durch diese gemeinsame Öffnung treten der N. opticus, die Augenmuskelnerven, sowie der 1. Ast des Trigeminus, der sich schon innerhalb der Schädelhöhle in mehrere Zweige teilte, begleitet von der Art. ophthalmica. Ferner fällt auf, daß bei Ornithorhynchus — in dieser Form einzig unter Säugern — an Stelle der zahlreichen Löcher der vertikalen, aber einzig kleinen Lamina cribrosa, nur ein Foramen olfactorium jederseits vorkommt, während bei Echidna die Siebplatte zwar die gewohnte Durchlöcherung zeigt, aber horizontal liegt (I, S. 81). Ein Jugale fehlt bei Echidna, beim jugendlichen Ornithorhynchus erscheint es als kleiner Knochen an der orbitalen Seite des Jochbogens (Fig. 4). Letzterer setzt sich, ähnlich wie bei Chrysochloris, zusammen aus dem langen dünnen Processus zygomatici des Maxillare und des Squamosum, wobei ersterer bis zur Cavitas glenoidea reicht. Das Jugale erscheint später als Apophyse des Maxillare, ähnlich wie bei Manis. Der Proc. zygomaticus des Squamosum überbrückt mit seinem Ursprung den Eingang zum Temporalkanal (I, S. 66, 71). Er kann zwar noch bei Marsupialia auftreten und embryonal auch bei Monodelphia angedeutet sein und sich als Gefäßkanal für die Art. occipitalis erhalten, jedenfalls ist aber sein Umfang, den er auch noch bei Echidna hat, wo er doch bereits Ornithorhynchus gegenüber verengert ist, eigentümlich für Monotremata. Bei ihnen allein enthält er noch einen Zipfel des Musc. temporalis und dokumentiert sich damit als Rest

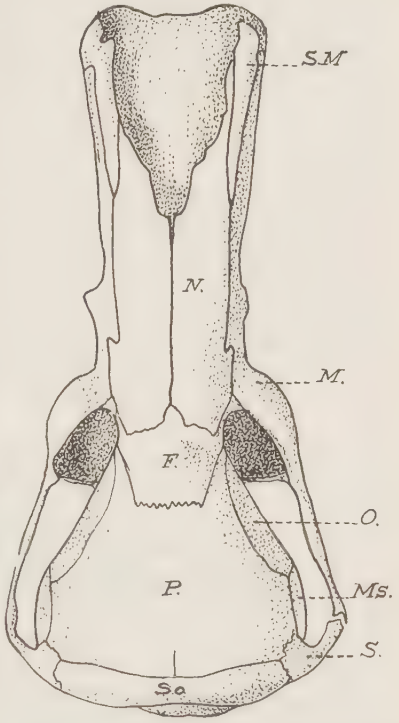


Fig. 3. Schädel von Ornithorhynchus von oben, nach Watson. ca. $1^1/_2$ n. Gr. *F* Frontale; *M* Maxillare; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *S* Squamosum; *Sm* Septomaxillare; *So.* Supraoccipitale.

des posttemporalen Fensters der Reptilien, das überbrückt wird durch den posttemporalen (squamosa-parietalen) Bogen. Das umfangreiche Squamosum bildet ausschließlich die Gelenkfläche für den Unterkiefer. Entsprechend dessen Rückbildung bei Echidna, wo die Kaufunktion verloren ging und die Nahrung ungekaut verschluckt wird, ist die Gelenkgrube eine einfache untiefe Fläche, auf welcher der niedrige Condylus gleitet, in seiner Lage gehalten durch eine lockere Gelenkkapsel, sowie durch den Musc. pterygoideus externus und M. detrahens mandibulae. Die Orientierung des Gelenkes ist wie bei den übrigen Mammalia vorwärts vom Mittelohr und dem Mastoidteil des Petrosum. Von diesen weicht Ornithorhynchus durchaus ab in der Topographie der spezialisierten sattelförmigen Gelenk-

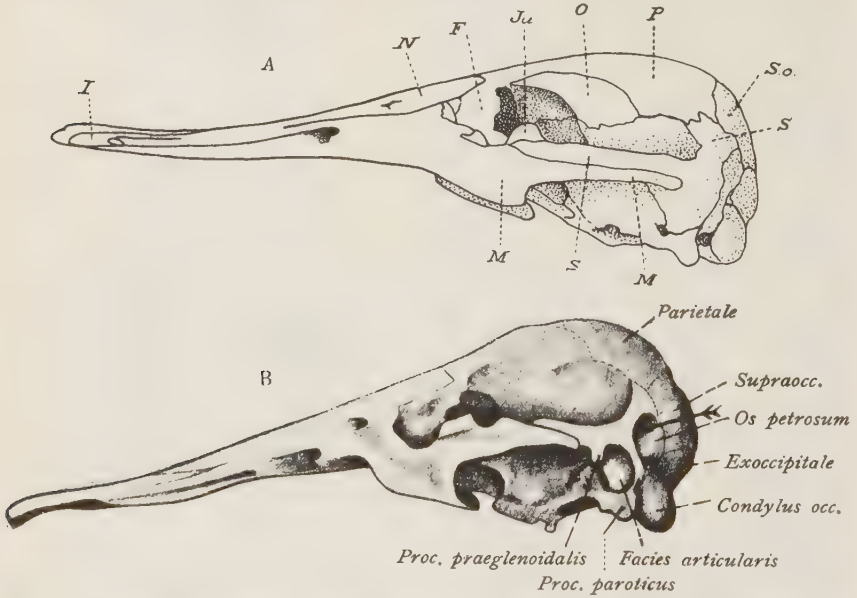


Fig. 4. A Schädel von einem jungen Ornithorhynchus von der Seite. Die Nähte noch sichtbar. Nach Watson. *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *Ju* Jugale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *S* Squamosum; *So* Supraoccipitale. B Schädel von Ornithorhynchus zur Andeutung der Lage der Kiefergelenkhöhle und Umgebung; der Temporalkanal ist durch einen Pfeil hervorgehoben; nach Dabelow.

fläche [Lubosch]. Sie liegt hier auswärts, fast hinter dem Mittelohr (genauer Hammer-Amboßgelenk)[1]), medianwärts begrenzt durch den hohen Proc. mastoideus. Sie liegt also dort, wo bei den übrigen Mammalia der äußere Gehörgang und ein Teil der knöchernen Umwandung des Mittelohres liegt. Jüngsthin hat Dabelow (1927) wieder auf die Bedeutung für das Kieferproblem hingewiesen, welche diese Lage der Facies articularis innerhalb des Squamosum hat, vorne durch einen Proc. praeglenoideus begrenzt, während bei Marsupialia und primitiven Monodelphia die Gelenkhöhle zwischen Squamosum und Jugale orientiert ist, mit einem Proc. postglenoideus (vgl. Fig. 4 B). Die straffere Gelenkkapsel und die stärker ausgebildete Kaumuskulatur gestatten

1) Eine Topographie, die auch bei einzelnen Cetaceen angetroffen wird und hier wohl sekundärer Art ist.

ein Vor- und Rückwärtsschieben des Unterkiefers unter innigerem Schluß der Reihe der Hornzähne. Die Unterkieferhälften sind so stark reduziert, daß der Processus coronoideus und angularis nur noch angedeutet sind. Auf die einzig dastehende Rotation der Unterkieferhälften, namentlich bei Echidna, derart, daß im vorderen Drittel die Seitenfläche zur Ventralfläche geworden ist und hinten der Proc. coronoideus lateralwärts schaut, hat Ch. Westling gewiesen. Hiervon ist zu unterscheiden die Fähigkeit der auf Muskelwirkung beruhenden rotatorischen Eigenbewegung der Unterkieferhälften, die Echidna am ausgesprochensten besitzt. Wir begegnen ihr auch bei Marsupialia, einzelnen Insectivora sowie den simplicidentaten Rodentia. Sie setzt eine lose Verbindung in der Symphyse voraus.

Beim Unterkiefergelenk verdient der von Meckel entdeckte Musc. detrahens mandibulae genannt zu werden, der von hinten her an den Unterkiefer herantritt und sich unterhalb des Gelenkes an den Ramus mandibulae ansetzt und daher mit Toldt richtiger als ein M. retrahens zu bezeichnen wäre. Er kommt nur bei Monotremata vor, gehört der Masseter-Gruppe an, wird vom Trigeminus innerviert und ist wohl zu unterscheiden vom durch den Facialis innervierten M. depressor mandibulae der Nonmammalia, der bei den Mammalia verloren ging. Er ist ein Zeugnis für die frühzeitige Abzweigung der Monotremata vom Säugetierstamm und die weitere Selbständigkeit ihres Entwicklungsganges. Bei Ornithorhynchus sind die Condylen des Hinterhauptes quer verbreitert, bei Echidna von vorn nach hinten verlängert und einheitlich durch Beteiligung des Basioccipitale (I, Fig. 38).

Vom Zungenbein liegt das vordere Horn mit dem Tympanohyale opisthotrematisch. Hieran schließen sich die 3 ventralen Abschnitte, die aber bei Ornithorhynchus kaum getrennt auftreten; gewöhnlich verknöchert nur das Hypohyale. Gegenüber dem vorderen Horn sind die hinteren (Cornua thyreohyoidea) durch ihre plattenartige Ausbreitung ausgezeichnet, worin Fürbringer (1922) einen primitiven Zustand sieht.

Folgende Punkte charakterisieren das übrige Skelet.

Die Komponenten der Wirbelsäule werden verschieden gezählt, je nach der Auffassung des Sacrums. Dies hat nach Howes (1885) bei Echidna 4, bei Ornithorhynchus 3 Wirbel, demnach beide 19 dorso-lumbale Wirbel. Gregory kommt zu anderer Zählung, da er lumbo-sakrale und sakro-kaudale Übergangswirbel annimmt und dadurch Echidna 2, Ornithorhynchus gar nur einen Sakralwirbel zuerkennt.

An der Wirbelsäule treten Epiphysen nur an den Schwanzwirbeln auf. Der Processus odontoideus verbindet sich erst spät mit dem Epistropheus, desgleichen die Halsrippen mit den Wirbeln (I, Fig. 88, S. 117), den Brustrippen fehlt ein Tuberculum.

Früher galt als Axiom, daß im Schultergürtel der Coracoidalapparat eine auffallende Übereinstimmung mit tiefer stehenden Vertebraten darbiete. Es wurde aber in Bd. I, S. 120 u. 126 dargelegt, daß dies nicht der Fall sei und daß die bei Monotremen sofort auffallenden Verhältnisse des Coracoidalapparates auch bei anderen Säugern, wenn auch nur in letzten Resten, sich wiederfinden lassen. Die Scapula weicht durch ihre geringe Differenzierung von den übrigen Säugetieren ab, da die Spina scapulae noch fehlt (Echidna) oder nur erst angedeutet ist und noch keine Scheidung bewerkstelligt zwischen einer Fossa supra- und infra-spinata. Der kurze, breite Humerus hat ein Foramen entepicondyloideum und die Hand ist

pentadaktyl mit einem Scapho-lunatum. An ihr fallen die enormen Nagelphalangen gegenüber den übrigen kleinen Phalangen auf. Dies steht in Zusammenhang mit der Ausbildung der Grabkrallen (I. Fig. 12), die, einzig unter Säugern [Boas], des Nagelwalles entbehren, was wohl ein sekundärer Zustand ist. Die primitive Organisation des Beckens äußert sich in der langen Symphyse, an welcher Pubis und Ischium gleichen Anteil haben. Ferner in dem Acetabulum, dessen Rand ohne Incisur ist, was kein anderes Säugetier hat; auch ist sein Boden bei Echidna durchbohrt wie bei vielen Sauropsiden. Die langen Beutelknochen, Ossa marsupialia, über deren Deutung auf S. 142, Bd. I ausführlich gehandelt wurde, sitzen mit breiter Basis dem Pubis auf (I, Fig. 108). Über die Beckenachse vgl. S. 440, Bd. I. Vom Hinterbein ist als Eigentümlichkeit zu melden, daß der Fibula der Malleolus fehlt, so daß die Musculi peronei über der Vorderfläche der Fibula verlaufen, nicht hinter deren distalem Ende [G. Ruge]. Das proximale Ende der Fibula ist ausgezeichnet durch einen großen abgeflachten Fortsatz, Peronecranon, der sich weit über das distale Ende des kurzen verbreiterten Femur erhebt und an das Peronecranon von Oudenodon erinnert (I, Fig. 110). Wie bereits erwähnt, ist in der Fußwurzel Verlagerung des Calcaneus eingetreten durch Ausdehnung des Tibiale (tibiales Sesambein), das den Spornknochen trägt. Der Calcaneus gelenkt mit der Fibula; letztere auch mit dem Talus. Nur bei Zaglossus hat die 1. und 5. Zehe ihre Nagelphalanx verloren. Die übrigen haben 5 Krallen an den Zehen, von denen bei Echidna die 2., bei Ornithorhynchus die 4. die längste ist.

Man hat großes spekulatives Gewicht gelegt auf die Haltung der Gliedmaßen bei den Monotremen, wobei der dem Boden fast aufliegende Körper sozusagen zwischen den Gliedmaßen reptilienartig aufgehängt sei, nicht von denselben — wie bei den höheren Mammalia — als ventral aufgerichteten Säulen getragen werde, wie das z. B. der nach außen gekehrte fast horizontale Femur ausweise. Primitives kann ich hierin aber nur sehen insofern, als das dem Sternum angelagerte Coracoid und Procoracoid eine unter Säugern einzig feste Verbindung von Schultergürtel und Sternum verursacht, was durch die mehr ventrale Lage des Schultergelenkes auf die Extremität zurückwirkt. Im übrigen haben wir funktionell mit Ähnlichem zu tun, z. B. beim Maulwurf als Folge der grabenden Lebensweise, die ähnliche Effekte erzielte in Form und Haltung von Humerus und Femur. Zaglossus beweist, daß mit dem gleichen osteologischen Bau, wie ihn Echidna hat, Hochbeinigkeit und schneller Schritt erzielt wird wie bei anderen Mammalia (vgl. Fig. 12). Erst durch Beobachtung im Freileben wird sich die Frage beantworten lassen, wie Ornithorhynchus seine langen Grabkrallen gebraucht, da sie durch die Schwimmhaut weit überragt werden. Sie müssen einwärts geschlagen werden; wie geschieht das? Unbekannt ist auch, wie das Laufen geschieht, eben wegen dieser Schwimmhäute. Heck vermutet auf der äußeren Handfläche, die bis zum Handgelenk nach hinten umgeschlagen werde, also in Hyperflexion. Dadurch erkläre sich auch die starke Abnutzung des Haarkleides auf dem Handrücken.

Die lange Vorgeschichte unserer heutigen Monotremata äußert sich auch in deren verhältnismäßig großem Gehirn und in dem großen Unterschied, den es bei Ornithorhynchus und Echidna darbietet. Bei letzterer erscheint es durch die starke Ausbildung der Lobi olfactorii als hervorragend makrosmatisch. Dies gilt in besonderem Maße für Zaglossus, dessen Gehirn nach Kolmer überhaupt auf einer weit höheren Stufe der Ausbildung steht.

Das betrifft nicht nur sein Volumen, das in allen Dimensionen etwa 1,8mal so groß ist wie das Gehirn von Echidna, während die Tiere selbst etwa um ein Drittel Körpergröße sich unterscheiden; es betrifft auch seinen auffallend erheblicheren Windungsreichtum. Das Gehirn von Echidna erscheint gegenüber dem von Zaglossus zurückgebildet. Bei Ornithorhynchus dagegen fand, wohl als Folge der aquatilen Lebensweise, Reduktion des Geruchsorgans statt, die sich nicht nur in den peripheren, sondern auch in den zentralen Teilen desselben äußert, doch nur in dem Maße, daß es noch als makrosmatisch bezeichnet werden darf [Elliot Smith]. Letztere Reduktion und die hohe Ausbildung des Trigeminus, zum Zwecke der Innervierung des Schnabels, haben die Verbildung eigenartig beeinflußt [Ziehen] (I, Fig. 120, 121, 123, 125). Es ist ferner ausgezeichnet durch das Fehlen von Furchen auf dem Pallium. Dieselben beschränken sich auf Andeutung der Fossa Sylvii [E. Smith] oder der Fissura Sylvii [Ziehen] und auf Gefäßfurchen. Das Rhinencephalon wird durch eine Fissura lateralis anterior und posterior vom Pallium getrennt und selbst in eine vordere und hintere Portion zerlegt. Auch tritt eine Fissura hippocampi auf. Das von den Hemisphären nur wenig bedeckte Kleinhirn überlagert den weiten 4. Ventrikel vollständig. Elliot Smith weist auf die Ähnlichkeit der Dorsalansicht dieses furchenlosen Gehirns mit einem Vogelhirn hin. Demgegenüber ist das auch an und für sich größere Hirn von Echidna charakterisiert durch reiche Furchenbildung, „welche im allgemeinen an die Gestaltungen des Sylvischen Furchungsgebietes der Placentalia und Marsupialia erinnert" [Ziehen]. Offenbar ist Elliot Smith bezüglich der Qualität dieser Sulci noch zurückhaltender. Er hebt das außergewöhnliche Maß der Großhirnrinde hervor, daneben aber deren geringe qualitative Ausbildung. Bei beiden Arten ist die Commissura anterior (ventralis), media und superior (dorsalis) vorhanden, und zwar die erstere in sehr mächtiger Entwicklung; der Balken aber fehlt noch wie bei Marsupialia. In Summa scheidet eine tiefe Kluft das Monotremenhirn von dem der übrigen Säuger, und es bietet mancherlei Beziehungen zum Reptiliengehirn [Elliot Smith].

Hinsichtlich der Sinnesorgane ist für Ornithorhynchus hervorzuheben, daß die relative Größe des Nervus trigeminus die aller übrigen Säugetiere übertrifft und zwar hauptsächlich in seiner sensibelen Wurzel, der Portio major. Seine 3 Äste liefern sensibele Fasern für die Haut des Gesichtes, namentlich aber für die der Lippenanhänge und des Schnabels. Letzterer wird damit ein äußerst feines Tastorgan, zum Zwecke des Aufsuchens der Nahrung im Schlamm und zwischen den Wasserpflanzen der Flüsse. Dementsprechend enthält seine Haut reichlich Sinnesorgane von zweierlei Art, die sich wohl auf modifizierte Spürhaare zurückführen lassen, während bei der einen Art tubulöse Drüsen sich damit verbinden [vgl. Poulton, Wilson und Martin].

Die hohe Ausbildung des Geruchsorgans bei Echidna wurde wiederholt hervorgehoben. Außer einem unbedeutenden Nasoturbinale hat es 7 Endoturbinalia, die infolge der horizontalen Stellung der Siebbeinplatte vertikal gerichtet sind und 8 Riechwülste haben. Demgegenüber erfuhr Ornithorhynchus Reduktion, da hier neben dem Nasoturbinale nur 3 Endoturbinalia auftreten mit 4 Riechwülsten [Paulli]. Pneumatische Nebenhöhlen fehlen. Das Jacobsonsche Organ erfreut sich hoher Differenzierung, die sich auch äußert in dem muschelartigen Vorsprung der lateralen Knorpelwand und bei Ornithorhynchus in seiner Ausdehnung über die Mündung hinaus nach vorn. Versuche, hierin eine Verwandtschaft des Organs mit dem

der Reptilien zu sehen, weist Seydel zurück, da es sich in keinem prinzipiellen Punkte von dem der übrigen Mammalia unterscheidet.

Vom Tympanicum und von der Paukenhöhle war oben bereits die Rede. Letztere stellt bei Ornithorhynchus nichts mehr dar als einen Recessus der Rachenhöhle (Recessus tympanicus pharyngis Eschweiler), der vergleichbar ist der Tuba auditiva nebst dem sich daran anschließenden medialen Teil der Paukenhöhle der übrigen Säuger. Eine Tuba fehlt also, die Paukenhöhle ist in weiter Kommunikation mit der Rachenhöhle. Dieser Recessus geht lateralwärts in den „Atticus tympanicus" über, der dem lateralen Teil der Paukenhöhle der Säuger entspricht und demgemäß nach außen durch das Paukenfell geschlossen wird, das ventralwärts schaut, entsprechend der Lage des oben beschriebenen Tympanicum. Zu diesen persistierenden embryonalen Zuständen gesellt sich nach van Kampen, daß ein Recessus epitympanicus ganz fehlt, ebenso jede knöcherne Wand mit Ausnahme der medianen durch das Petrosum. Echidna zeigt insofern einen Fortschritt, als eine häutig-knorpelige Tuba vorhanden ist. Weiter wird die Paukenhöhle abgeschlossen durch Paukenfell, Petrosum, sowie oral von der Tuba durch das „Pterygoid". Falls die Deutung dieses Knochens richtig ist (vgl. S. 26), läge in dessen Beteiligung ein unter Säugern seltener Zustand vor (Myrmecophaga). Dieses sogenannte „Echidna-Pterygoid" erfuhr aber sehr verschiedene Deutung. Eine der letzten [Kesteven] sieht darin einen Processus tympanicus des Alisphenoid. Ich möchte hierzu daran erinnern, daß das Alisphenoid der Marsupialia und Insectivora an dem Verschluß der Paukenhöhle sich beteiligt. In letzterer liegen die 3 Gehörknöchelchen. Hammer und Amboß wirken durch feste Verbindung als funktionelle Einheit. Ersterer fällt auf durch seinen großen Processus longus (Pr. Folii), der sich mit dem Annulus tympanicus fest verbindet, bei Echidna mit einem Fortsatz bis zum Foramen lacerum anterius sich erstreckt. Wie bei manchen niederen Säugern, aber noch ausgesprochener als bei diesen, wiederholt der Stapes die Säulenform des Stapes (Columella auris) der übrigen Tetrapoden. Der Musculus stapedius fehlt; der große Musculus tensor tympani wird, wie auch sonst, vom 3. Ast des Nervus trigeminus versorgt. Auch das Labyrinth ist im feineren Bau durchaus säugetierartig; die Spiraldrehung der Schnecke, die geringer ist als bei irgendwelchem Säuger, beschränkt sich auf einen ¾-Windungszug.

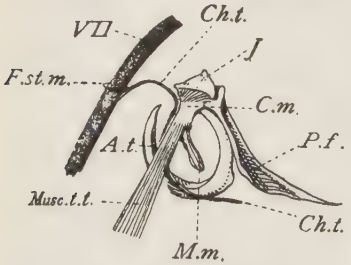


Fig. 5. Hammer-Amboß und Tympanicum von Echidna; rechte Seite, mediale obere Ansicht. Nach Bender. *A. t.* Annulus tympanicus; *C. m.* Caput mallei; *Ch. t.* Chorda tympani; *F. st. m.* Foramen stylomastoideum; *I.* Incus; *M. m.* Manubrium mallei; *Musc. t. t.* Musculus tensor tympani; *P. f.* Processus folii; *VII* Facialis.

Der knorpelige Gehörgang heftet sich bindegewebig an das Tympanicum. Hier findet sich bei Echidna eine knorpelige Verbindungsplatte mit dem cranialen Ende des vorderen Hornes des Zungenbeins, die G. Ruge Anlaß gab zu der Annahme, daß sich aus letzterem der äußere Gehörgang entwickele. Dies hat sich nach Boas (1912) als hinfällig erwiesen. Bei Ornithorhynchus fehlt jede Beziehung zum Hyoidbogen; hier fehlt auch ein äußeres Ohr. Es findet sich nur eine kleine horizontale Ohröffnung

dicht hinter dem Auge, die durch starke Muskeln, die sich aus der Hautmuskulatur entwickeln, geöffnet und geschlossen werden kann. Vermutlich ist dies eine durch die aquatile Lebensweise fortgesetzte Reduktion des äußeren Ohres, die bereits bei Echidna eingetreten ist. Hier ist dasselbe eine senkrechte Spalte mit einem rostralwärts erhabenem Hautwall, der den Knorpel der Ohrmuschel enthält. An denselben setzen sich starke Muskeln an, die sich nach Ruge mit den Ohrmuscheln höherer Formen homologisieren lassen.

Alle heutigen Monotremen haben im erwachsenen Zustande zahnlose, mit Horn überdeckte Kiefer. Durch die Entdeckung von Poulton

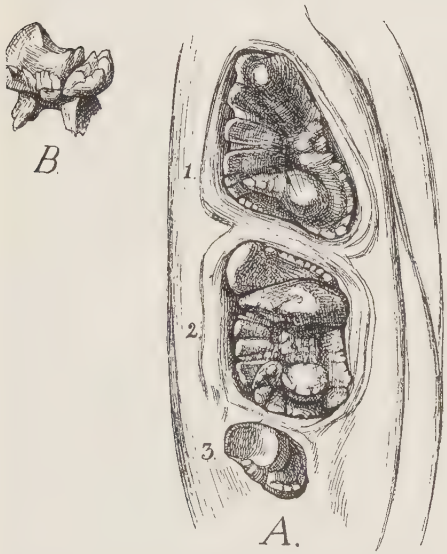


Fig. 6. A Ein Stück der rechten Mandibula eines jungen Ornithorhynchus von 316 mm Länge; nach Stewart. *1, 2, 3* Erster bis dritter Zahn von der Kaufläche; *B* Zweiter Zahn des Oberkiefers von hinten.

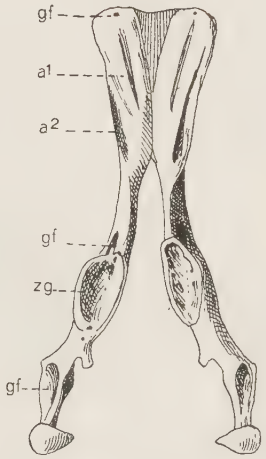


Fig. 7. Unterkiefer von Ornithorhynchus paradoxus von oben gesehen. $^3/_4$ nat. Gr., nach O. Abel. *gf* Gefäßlöcher; *zg* Grube für die rudimentären Backenzähne, in welcher der Hornzahn liegt, der die ersteren heraushebt und ersetzt; a^1 Alveole für einen rudimentären vorderen Stoßzahn (Incisivus); a^2 Alveole für den rudimentären Eckzahn.

und O. Thomas ist aber die Voraussetzung, daß dies nicht der ursprüngliche Zustand sein könne, zur Gewißheit erhoben. Wir wissen jetzt, daß Ornithorhynchus, bis daß er ungefähr ein Drittel seiner Größe erreicht hat, im Besitze ist von 4 Zähnen in jedem Oberkiefer und 3 in jedem Unterkiefer, welche Wurzeln und eine niedrige, breite, multituberkulare Krone haben. Erst nachdem diese durch den Gebrauch abgerieben ist, wird die kurze Wurzel resorbiert. Auffallenderweise wuchert das Epithel der Mundhöhle unter dieselben, schließt die Höhlen, in denen die Zähne saßen, die somit ausfallen und läßt an deren Stelle Hornplatten entstehen, die später zum Kauen dienen. Das ursprüngliche Gebiß muß aber reicher gewesen sein, da in jedem Kiefer wenigstens 4 Backenzähne angelegt werden. Abel (1922) schließt denn auch aus dem Verhalten des Unterkiefers, wie ihn Fig. 7 wiedergibt, auf eine reichere Bezahnung desselben in Gestalt eines rudimentären vorderen

Stoßzahnes, welcher einem Incisivus entsprach, sowie eines rudimentären Eckzahnes. Die bekannten Backenzähne sind außer durch 2 größere Höcker, durch zahlreiche gröbere und feinere Tuberkel am Rande ausgezeichnet. Sie weisen aber keinerlei Regelmaß in der Anordnung derselben auf, so daß der häufig geäußerte Vergleich mit den Backenzähnen der vor- und frühtertiären + Multituberculata (vgl. S. 84) nicht angängig ist. Gregory (1910) schließt denn auch, daß in der Stammform die Backenzähne eine niedrige, unregelmäßig höckeri geKrone hatten, vielleicht analog denen von Myrmecobius, aber weniger zahlreich.

Bei Echidna ist die Reduktion des Gebisses viel weiter vorgeschritten. Hier kommt nur noch der in Bd. I, S. 265 erwähnte und in Fig. 65 dargestellte Eizahn während des Eilebens zur Ausbildung. Offenbar dient er zum Aufschlitzen der Wand des Eies und fällt denn auch nach dem Verlassen desselben ab. Seydel macht es wahrscheinlich, daß er keiner der bekannten Zahngenerationen der Säuger zuzurechnen, sondern älteren Datums ist und sich infolge der Fortdauer einer Funktion aus früheren Zuständen herleitet. Hiermit ist nicht zu verwechseln die Karunkel, die bei jungen Monotremen an der Schnauzenspitze sich findet. Mit einer „Eischwiele" hat sie nichts zu schaffen, da sie erst nach dem Verlassen des Eies auftritt. Außerdem ist als Zeugnis einer früheren Bezahnung eine Schmelzleiste entdeckt.

Der aquatile Ornithorhynchus nährt sich von Insekten, Würmern, namentlich aber von Mollusken, die durch die kräftigen Kaumuskeln zwischen den Hornzähnen zertrümmert und zerkaut werden. Für die Echidnidae sind Ameisen und daneben andere Insekten und Würmer die Nahrung. Sie werden durch die Zunge, deren vorderer Teil lang ausstreckbar und wurmförmig ist und durch die stark entfalteten Speicheldrüsen eingespeichelt wird, aufgenommen, durch die enge Mundöffnung in die Mundhöhle gebracht und ungekaut verschluckt. Bei Echidnidae ist also die Zunge zu einer Fangzunge ausgebildet; auch durch Entwicklung einer mächtigen Zungenmuskulatur. Unter dieser verdienen besondere Erwähnung die mächtigen Musculi sterno-glossi, von denen noch neuerdings Kolmer meinte, daß sie unter Säugern ohne Analogon seien, während sie doch ebensogut in der ähnlich gebauten Zunge der Manidae und Myrmecophagidae vorkommen. Die Zunge ist damit das wichtigste Hilfsorgan der Nahrungsaufnahme. Sie trägt Hornzähnchen, die sich aus haarförmigen Papillen hervorgebildet haben. Durch Reiben gegen harte Querleisten am Gaumen (Gaumenleisten) helfen sie beim Zerkleinern der insektivoren Nahrung. Bei Ornithorhynchus treten dagegen außer Papillae filiformes, die im vorderen Teil der Zunge bedeutende Größe erlangen, 2 Hornzähne im hinteren Drittel der Zunge auf, an welcher eigenartigen Bildung die gesamte darunterliegende Schleimhaut sich beteiligt [Oppel]. Diese Hornzähne erheben sich am Vorderrande eines zwischen den Hornzähnen gelegenen hinteren Teiles der Zunge, der eine Tasche oder Grube überwölbt, welcher ihn von der vorderen Zunge trennt. Solche an die Reptilienzunge erinnernde Tasche findet sich auch am Zungengrunde der Echidnidae. Die genannten Triturationsorgane sind ein Erwerb der Monotremen, der sich mit Rückgang des Gebisses kombinierte. Die Zunge hat 2 Papillae vallatae. Mit ihnen verbinden sich seröse Drüsen.

Schleimdrüsen kommen nur bei Ornithorhynchus zu guter Ausbildung, namentlich auf dem vorderen Zungenrücken.

Bei Ornithorhynchus ist das Vestibulum oris seitlich zu Backentaschen erweitert. Die Speicheldrüsen sind relativ klein, verglichen

mit Echidna, von der die starke Ausbildung derselben bereits hervorgehoben wurde.

Der einfache Magen (Fig. 8) fällt namentlich auf durch sein geschichtetes Epithel, dem aber embryonal einlagiges, zylindrisches vorabging, sowie durch das Fehlen aller Magendrüsen [Oppel]. Damit weicht er ab von dem aller Vertebraten und liefert zusammen mit dem Verlust der Zähne, mit der Umbildung der Bekleidung der Kiefer und deren Reduktion, zusammen mit der Spezialisierung der Zunge, Beweise für die weitgehenden Abweichungen vom ursprünglichen Zustande. Inwiefern die Funktion des Magens übernommen wird durch andere Teile des Darmtraktus, ist eine offene Frage.

Der Darm wird nur durch das Vorhandensein eines Coecum, das nach Oppel regressive Umbildungen nach Art eines Processus vermiformes erfuhr, in Dünn- und Dickdarm verteilt. Seine Mucosa enthält im Anfangsteil bis zur Einmündung des Gallenganges Brunnersche Drüsen. Die Lieberkühnschen unterscheiden sich bei Ornithorhynchus von denen der übrigen untersuchten Vertebraten dadurch, daß sie in großer Zahl in einen Ausführungsgang münden und somit zusammengesetzte Drüsen darstellen. Der Darm ist an einem einfachen, durchlaufenden dorsalen Mesenterium aufgehängt.

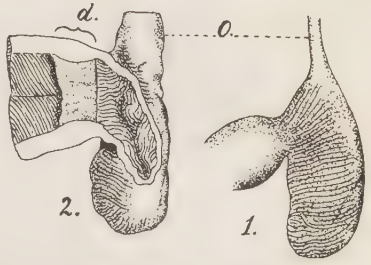


Fig. 8. Magen von Ornithorhynchus, nach Oppel. 1 Von der Seite; 2 vom Darm her aufgeschnitten. *d* entspricht dem Duodenum mit dem Ring Brunnerscher Drüse; *o* Ösophagus $^1/_1$.

Die mehrlappige Leber hat eine Gallenblase. Bei Echidna hat sie noch einen deutlich tubulösen Bau, der bei Ornithorhynchus bereits verloren ging [Braus].

Vom Herzen (I, Fig. 247) sei nur hervorgehoben, daß Anklänge an „Reptilienzustände" allerdings noch vorhanden sind, aber zurücktreten gegenüber dem Säugetiercharakter desselben. Der rechte 4. Aortenbogen ist bei den Monotremen gleichfalls bereits früh verloren gegangen. Im Arteriensystem, das sich nur bezüglich weniger Punkte unterscheidet, fällt der primitive Zustand der Vorderarmarterie bei Ornithorhynchus auf, da die während der Ontogenese überall bei Säugern auftretende axiale Arterie mit ihrem, den Carpus durchsetzenden Endaste bei Monotremen zeitlebens persistiert und die Hauptarterie des Vorderarms darstellt [Hochstetter]. Deutlichere Anklänge an Sauropsidenzustände bietet das Venensystem. Nach Hochstetter ist da zu nennen Erinnerung an das Pfortadersystem der Urniere, Kreuzung der Arteriae iliacae an ihrer ventralen Seite durch die hinteren Kardinalvenen. Letztere Lagebeziehung kommt nur den Embryonen der Sauropsiden und bleibend den Sauriern zu, während bei den ditremen Säugern diese Kreuzung an der dorsalen Seite geschieht. Auffallender noch ist der Rest (Echidna) der vorderen Abdominalvene, die bei Reptilien und Amphibien eine große Rolle spielt, wo sie das Blut aus den Cruralvenen zur Leber führt und in einen Pfortaderast mündet [Beddard]. Doch neigt Hochstetter der Meinung zu, daß diese Abdominalvene nichts anderes ist, als die Vena umbilicalis, die sich mit Harnblasenvenen in Verbindung gesetzt hat.

Die Körpertemperatur ist niedrig; bei Echidna nach Semon 28°, steigt aber im Beutel bis auf 35°. Wichtiger aber ist, daß nach C. J. Martin die Homoiothermie 10° nicht übersteigt, wenn die Umgebung zwischen 5° und 35° schwankt. Echidna überwintert während der kalten Witterung in Höhlen, und ihre Temperatur ist dann nur unbedeutend höher als die der Umgebung. Bei Ornithorhynchus ist die Körpertemperatur konstanter.

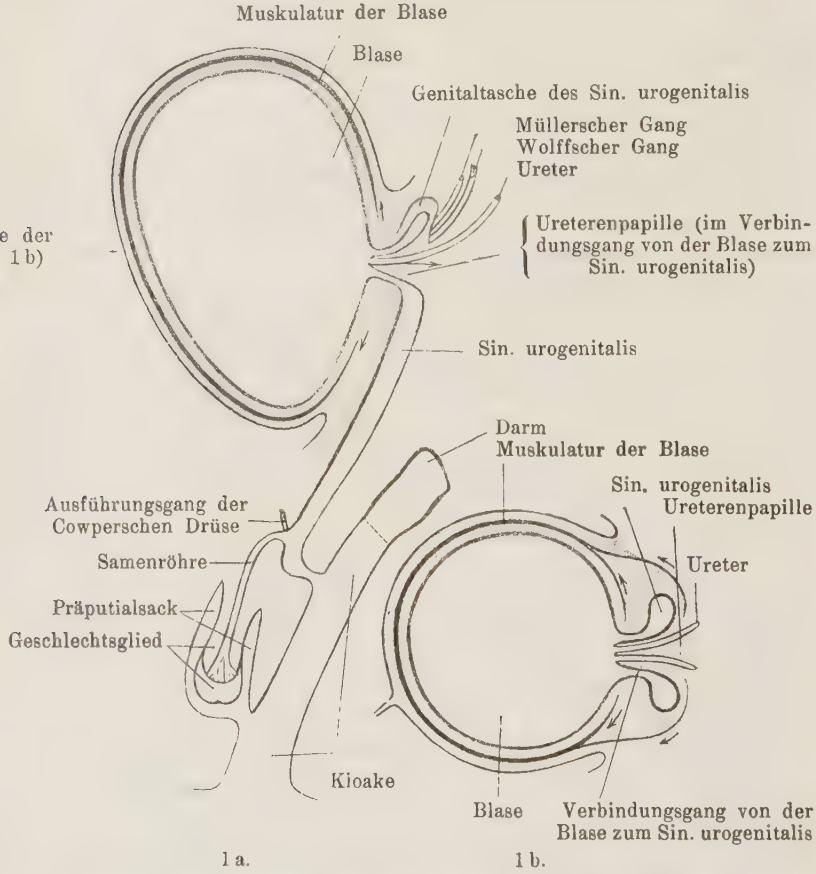


Fig. 9. 1 a Schema eines medianen Sagittalschnittes, von der linken Seite gesehen, durch Blase, Geschlechtsglied, Kloake usw. von Echidna; 1 b Querschnitt durch die Blase in der Höhe wie in 1 a angedeutet; nach Keibel.

Bezüglich der Respirationsorgane sei an die primitiven Zustände im Larynx (I, Fig. 231, 232, S. 304) erinnert. Die Trachealringe heben sich nur unbedeutend ab von Cricoid, dessen Ring bei Echidna dorsal noch offen ist. Den Arytänoidknorpeln fehlt ein Processus vocalis zusammen mit dem Fehlen der Stimmbänder. Der Thyreoidknorpel besteht aus einer Copula und 2 Paar Bogen, die sich als unzweifelhafte Visceralbogen herausstellen.

Durchaus primitiv, und wenn man will, an Reptilien erinnernd, ist der Urogenitalapparat. Zunächst mündet derselbe durch eine Kloake nach

außen, was Anlaß wurde zum Namen Monotremata (I, Fig. 260). Allerdings berichtet Keibel neuerdings, daß es eine sekundäre sei, mit ektodermaler Auskleidung. Ferner münden die Ureteren nicht direkt in die Blase, sondern in den Canalis urogenitalis. Diese Ausmündung nennt man hypocystisch im Gegensatz zur entocystischen der übrigen Mammalia, wo die Ureteren in die Blase treten. Hierzu gesellt sich die Besonderheit, daß die Ureteren schwanzwärts von der Mündung der Uteri, bezüglich der Vasa deferentia, in den Canalis urogenitalis ausmünden (I, Fig. 262, 294). Die nebenstehende Fig. 9 nach den Untersuchungen von Keibel zeigt aber, daß die Blase sich derart aus dem Canalis urogenitalis ausstülpt, daß trotzdem der Urin aus den Ureteren in die Blase träufelt, hier sich ansammelt, um weiterhin in die Kloake entleert zu werden.

Die ovalen, symmetrisch gelagerten Nieren sind von auffallend einfachem Bau. Bei Echidna haben sie ein Becken mit dellenförmiger Area

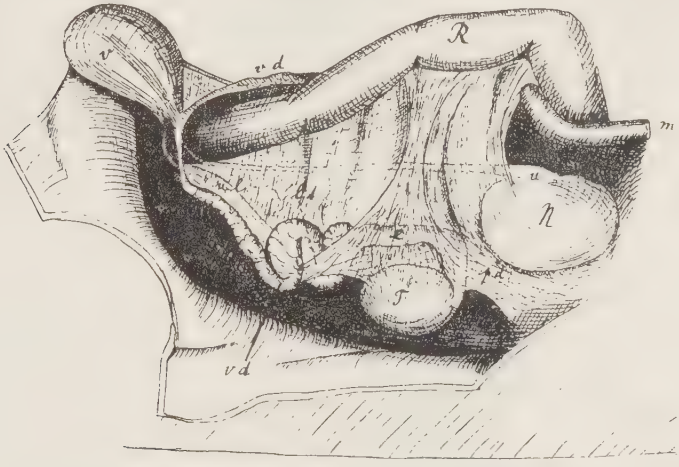


Fig. 10. Geöffnete Bauchhöhle eines erwachsenen Ornithorhynchus, von der linken Seite gesehen. *e* Epididymis; *lt* Ligamentum testis; *m* Milz; *N* Niere; *pd* Plica diaphragmatica; *R* Rectum; *T* Testikel; *u* Ureter, durch das Mesorectum durchscheinend; *ul* Urnierenligament; *v* Blase nach hinten umgelegt; *vd* Vas deferens.

cribrosa; bei Ornithorhynchus münden 4—5 Hauptkanäle auf einer flachen Papille in ein kleines untiefes Becken. Gegenüber den übrigen Mammalia ist das Mark kaum von der Rinde zu unterscheiden, auch fehlt jede Differenzierung in Pyramiden. Während die Harnkanälchen vom gewöhnlichen Säugetiertypus sind, ist nur abweichend, daß Zarnik bei einer nahezu erwachsenen Echidna unter denselben auch kurze schleifenlose antraf. Daraus folgt, daß wie bei Reptilien, auch im späteren Alter noch neue Harnkanälchen entstehen, was bei Placentalia bereits kurz nach der Geburt aufhört.

Der Penis liegt an der ventralen Wand der Kloake. Er besteht aus einem fibrösen Körper, dem Corpus cavernosum penis homolog, der nicht am Ischium festgeheftet ist, sondern in der Kloakenwand beginnt, dort, wo der Urogenitalkanal in die Kloake tritt. Er wird von einem Samenrohr durchzogen, das von kavernösem Gewebe umgeben ist, welches die mehr-

lappige Glans bildet und den Penis zur Erektion befähigt. In letzterem Zustande läßt genanntes Rohr Samen passieren, in keinem Zustande aber Urin, dessen Weg soeben beschrieben wurde. Das Samenrohr verteilt sich vor seiner Ausmündung dichotomisch in eine große Zahl von Kanälen, die wie eine Brause auf den 4 großen Papillen des Geschlechtsgliedes münden [Keibel]. Abgesehen vom Samenrohr, verbindet der Penis durch seinen einfachen Bau den Penis der übrigen Säugetiere mit Zuständen, wie wir sie vom Krokodil kennen, indem die Samenrinne des Penis dieser Tiere sich bei Monotremen gewissermaßen zum Samenrohr schließt, das bei viviparen Säugern zur Harnsamenröhre wird. Von accessorischen Drüsen kommen, statt einer eigentlichen Prostata, Glandulae urethrales vor, gleich hinter der Blase bei der Einmündung der Vasa deferentia; ferner an der Wurzel des Penis Cowpersche Drüsen. Die Testikel behalten zeitlebens ihre primäre Lage in der Bauchhöhle in der Nähe der Nieren. Unzweifelhaft ist

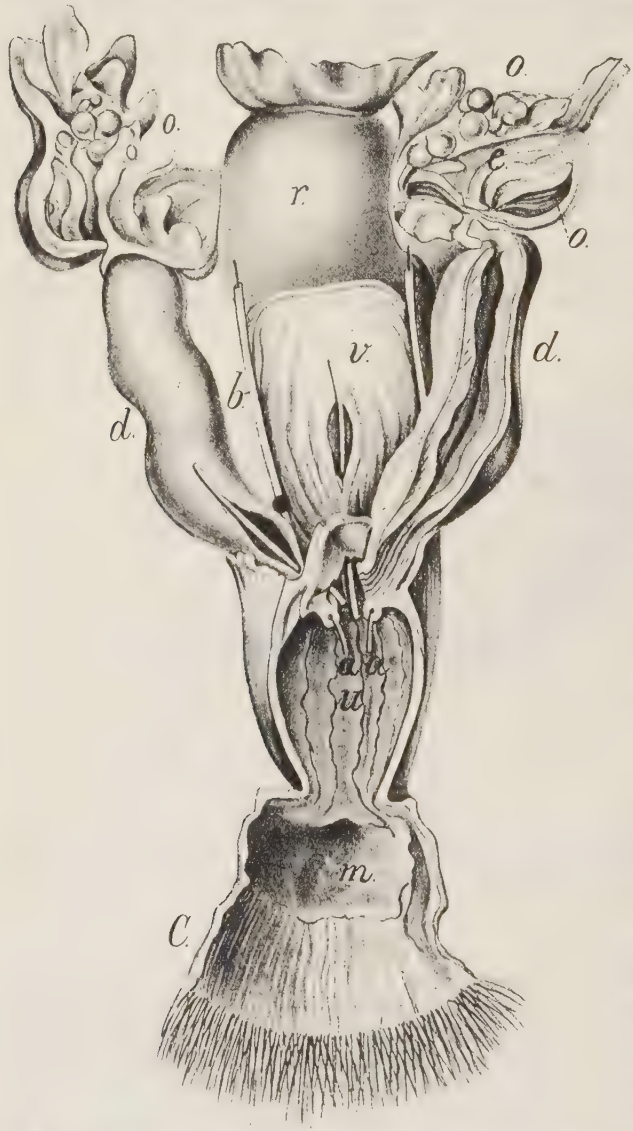


Fig. 11. Weiblicher Geschlechtsapparat von Echidna hystrix, nach Owen. *r* Rectum, das bei *m* in das Vestibulum cloacae mündet. Hierin mündet auch der Urogenitalkanal *u*; *C* Kloake; *o* Ovarium; *d* Ovidukt, auf der linken Seite der Figur ist er ganz geöffnet und zeigt über den größten Teil seiner Länge eine dicke Wand (sogenannte Uterus). Beide Ovidukte münden oberhalb der Öffnung *aa* der Ureteren *b* aus. Noch mehr kopfwärts liegt die Öffnung der Blase *v*, in welche eine Borste eingeführt ist.

dies primäre, echte Testikondie (Bd. I, S. 372), da all die Gebilde, die sonst Descensus testiculorum einleiten und bewirken, also das Ligamentum inguinale, die Einstülpung der inguinalen Bauchwand, vollständig fehlen.

Da im weiblichen Geschlechtsapparat die Uteri (Ovidukte) ganz getrennt in den Urogenitalkanal münden, gab diese Übereinstimmung mit Sauropsida de Blainville Anlaß zum Namen Ornithodelphia. Die Tubae Fallopii haben keine Fimbrien am Ostium abdominale. Letzteres muß weit sein im Hinblick auf das große, dotterreiche Ei, das es aufzunehmen hat. Nach Semon werden nur die Eier des linken Ovarium — bei Echidna als Regel eins, bei Ornithorhynchus zwei — befruchtet, während die des rechten Ovarium überhaupt nicht frei werden. Das Ei von Echidna erreicht im Ovarium eine Größe von 3,5—4 mm Durchmesser, so daß es, von der Follikelwand umgeben, gestielt am Ovarium hängt. Reif geworden, wird es vom Ostium tubae umfaßt, sein Follikel birst, und das Ei fällt in die Tube. Hier erhält es, auch bei Ornithorhynchus, nach der Befruchtung eine pergamentartige Keratinschale, der bei letzterer Art, nach Caldwell, Kalk beigemengt ist. Trotz dieser Schale wächst das Ei ungefähr um das Dreifache durch Aufnahme von nährenden Flüssigkeiten, die der Ovidukt abscheidet und welche die Schale durchläßt. Letztere weitet sich demgemäß aus, während sie selbst an Dicke zunimmt [Caldwell, Semon]. Seit dem Jahre 1884 wissen wir durch Haacke und Caldwell, daß Echidna ovale dotterreiche, meroblastische Eier legt, deren Größe ungefähr 15 und 12 mm im größten und kleinsten Durchmesser beträgt und welche die Mutter nach Ablage in den Beutel bringt. Nach Sprengung der Eischale durch den Eizahn werden deren Trümmer aus dem Beutel entfernt. Das Junge verbleibt aber in dem Beutel, bis es eine Länge von 80—90 mm erreicht hat; später wird es nur noch zeitweise in den Beutel aufgenommen zum Schutz und um die nährende Flüssigkeit der Mammardrüsen aufzulecken, die denn auch seinen Darmkanal prall füllt [Semon]. Bei Ornithorhynchus fehlt der Brutbeutel und damit eine eigentliche Brutpflege.

Übersehen wir das bisher Mitgeteilte, so kommen wir zum Schluß, daß unter Säugetieren, von denen uns mehr bekannt ist als ihre sparsamen Knochenreste und Zähne, die Monotremen zwar als die ursprünglichsten zu gelten haben, aber dennoch als echte Mammalia, von denen wir mit Gregory (1910) annehmen, daß bereits ihre Vorfahren Mammalia waren und gleichzeitig auch die Vorfahren der Marsupialia und Monodelphia, daß somit der Ursprung der Mammalia ein monophyletischer ist.

Für diese ihre Ursprünglichkeit spricht die Oviparität, das Auftreten eines Eizahnes, der Bau der Mammardrüsen, der Brutbeutel, der Bau des Herzens, des Gehirns, primitive Zustände namentlich im Venensystem, im Kehlkopf, im Geschlechtsapparat, im Schultergürtel, in Form und Lage des Tympanicum, im Auftreten von Ossa marsupialia, eines Musculus detrahens mandibulae und in der Erhaltung des Canalis temporalis. Diese Merkmale wurden in der nachfolgenden ordinalen Diagnose als allen recenten Monotremen gemeinsam zusammengefaßt.

Daneben gibt es andere Merkmale, deren Ursprünglichkeit zweifelhaft ist und zum Teil mit mehr oder weniger großer Sicherheit als Anpassungen an das Gemeinschaftliche in ihrer Lebensweise erscheinen: das durch alle ausgeführte Graben und die teilweise subterrane Lebensweise. Als solche Merkmale nenne ich die großen Grabkrallen, den Hornschnabel, das Pe-

ronekranon, die Massivität des Primordialcraniums, den frühen Verschluß der Schädelnähte, die außerordentliche Verlängerung des harten Gaumens und die dadurch bedingte Verlagerung der inneren Nasenöffnung weit nach hinten, die kleinen Augen, Rückbildung des äußeren Ohres u. a. m.

Eine in beiden Familien auftretende Rückbildung des Gebisses führte wohl zur Mehrschichtigkeit des Magenepithels und zum Verlust der Drüsen des Magens, der ein Triturationsorgan wurde. Der Verlust des Gebisses wurde bei Ornithorhynchus wohl eingeleitet durch Ausbildung des stark verbreiterten plattgedrückten Schnabels, der mit seinem hochentwickelten Tastgefühl das ideale Werkzeug wurde für das Erbeuten von Mollusken, aber Zähnen unter seiner Hornbekleidung keinen Platz mehr bot. Semon hat überzeugend dargelegt, daß die ursprünglich auftretenden multituberkulären Backenzähne wenig geeignet waren, der Zerreibung durch die mit Sand gemengten Muschelschalen Stand zu halten. Dafür wären perennierend wachsende Backenzähne geeignet gewesen. Vermutlich sind diese aber erst ein späterer Erwerb der Mammalia. So konnten nur stets wieder nachwachsende „Hornzähne" den mechanischen Anforderungen dieser Kaufunktion Genüge leisten.

Bei Echidnidae erfolgte die Rückbildung des Gebisses in der Weise anderer myrmekophager Säuger mit Fangzunge (Manis, Myrmecophaga). Die Kaufunktion wurde unterdrückt, die Kiefer, das Kiefergelenk, die Ursprungsgebiete der rückgängigen Kaumuskeln am Schädel sekundär in Mitleidenschaft gezogen und die weit vorstreckbare wurmförmige Fangzunge mit ihren Musculi sternoglossi erworben.

Hiermit befinden wir uns auf dem Gebiete der divergenten Anpassungen in beiden Familien. Sie äußern sich bei dem aquatilen Ornithorhynchus weiter in der Ausbildung von Schwimmhäuten, Verbreiterung des Schwanzes, Rückbildung des Brutbeutels, des äußeren Ohres auf eine kleine Öffnung, des peripheren Geruchsorganes und damit auch des Rhinencephalon; hohe Ausbildung des Trigeminus zur Innervierung der Tastorgane des Schnabels. Andererseits zeigen die Echidnidae spezialisierte Anpassungen an ihre Lebensweise in der Fangzunge, in der engen Mundspalte, dem verkürzten Schwanz.

Diese divergenten Anpassungen an durchaus verschiedene Lebensverhältnisse weisen auf eine bereits lange Trennung der beiden Familien hin und zu Recht sagte Gregory, daß, wenn die beiden Genera ausgestorben und nur aus unvollständigen Schädeln bekannt wären, ihre enge Verwandtschaft nicht vermutet oder bezweifelt würde. Und dennoch wird diese erwiesen durch die tiefgehenden Übereinstimmungen in ihrer Organisation, die selbst in untergeordneten Organen, wie die unter Säugern einzig dastehenden Schenkeldrüsen mit ihrem tarsalen Sporn, zum Ausdruck kommt.

Die Frage, welche der beiden Arten daneben primitivere Merkmale bewahrt habe, stößt auf Schwierigkeiten. Im furchenlosen, weit kleineren Gehirn, im Auftreten eines Foramen olfactorium, im Auftreten von Zähnen, im Verhalten der Vorderarmarterien, im weiteren Temporalkanal, ist Ornithorhynchus primitiver. Andererseits ist Echidna primitiver im Bau der Leber, des Kehlkopfes, im Verhalten des Musculus obliquus superior oculi, in der Lage des Kiefergelenkes vor dem Mittelohr, im Besitz eines Eizahnes.

Diagnose: Die Monotremata sind unguiculate, plantigrade, ovipare Säugetiere, deren tubulöse Milchdrüsen nicht durch Zitzen, sondern getrennt jederseits auf einem Drüsenfelde ausmünden. Unpaares Incubatorium (Marsupium) vorhanden oder rückgebildet. Eine tubulöse Schenkeldrüse mündet durch einen tarsalen Sporn aus. Zähne fehlen oder treten nur in der Jugend auf. Schädel mit hornig überzogenem Rostrum, früh verschmelzenden Nähten, squamosalem Kiefergelenk mit Musculus detrahens mandibulae, halbringförmigem, horizontal gelagertem Tympanicum. Ein selbständiges Coracoid und Beutelknochen sind vorhanden. Schulterblatt ohne Spina, Humerus mit Foramen entepicondyloideum; 19—20 Thoracolumbalwirbel, ohne Epiphysen. Am rechten Ostium venosum ist nur eine Atrioventrikularklappe. Testes bleibend abdominal. Durch den Penis, der in der ventralen Wand der Kloake liegt, fließt nur Sperma ab. Die Ureteren münden in den Sinus urogenitalis. Die Ovidukte münden getrennt in die Kloake, die bei beiden Geschlechtern vorhanden ist. Sie sind beschränkt homoiotherm.

Geographische Verbreitung: Australien, Tasmanien und Neu-Guinea.

Taxonomie.

I. Familie: Echidnidae. Außer durch Haare, mit Stacheln bedeckte, myrmekophage, grabende Monotremen mit nächtlicher Lebensweise. Kiefer in einen zylindrischen, nackten hornbekleideten Schnabel verlängert, der eine vorn wurmförmige Zunge umschließt. Mundspalte eng. Zähne fehlen. Legen Eier, die das Weibchen in einem Brutbeutel ausbrütet. Erstrecken sich von Tasmanien über den ganzen australischen Kontinent und über Neu-Guinea, also fast bis zum Äquator.

Echidna G. Cuv. (Tachyglossus Illig). Hand und Fuß mit 5 Krallen. Schwanz sehr kurz. Schnabel ungefähr so lang wie der Rest des Kopfes, gerade oder wenig aufgebogen. 19 Thoraco-lumbal-Wirbel. *E. aculeata* Shaw. Ameisenigel. Australischer Kontinent. Neben einer Varietas *typica* von Neu-Süd-Wales und Süd-Queensland unterscheidet O. Thomas zwei weitere Varietäten: *E. aculeata Lawesi* Ramsay von Südost-Neu-Guinea und *E. aculeata setosa* E. Geoff. von Tasmanien.

Als Proechidna Gerv. (Acanthoglossus Gerv.), ein Name, der dem älteren Zaglossus Gill zu weichen hat, werden die Ameisenigel mit einem abwärts gebogenen Rostrum, das doppelt so lang ist als der Rest des Kopfes, abgetrennt. Sie unterscheiden sich weiter durch größere Körperform, längeren Schwanz, vorspringendere Ohrenmuscheln, meist auch durch Zurücktreten der Stacheln gegenüber dem dicht-wolligen Haarkleid, am auffälligsten aber durch die hochbeinige Gestalt, die schnelles Schreiten gestattet, von Echidna, die den Körper dem Boden genähert, nur langsam sich fortbewegt. Vermutlich ist auch die uns unbekannte freie Lebensweise von Zaglossus eine verschiedene. Auch das weit größere, windungsreichere Gehirn gestattet in Zaglossus die ursprünglichere Form zu sehen, der gegenüber

Echidna, durch mehr subterrane Lebensweise, die Hochbeinigkeit und den ursprünglichen Stand der Gliedmaßen verlor und im Gehirnbau zurückging. Mit Kerbert unterscheiden wir: PROZAGLOSSUS Kerbert, Hand und Fuß mit 5 Krallen, *Pr. Bartoni* (O. Thomas) Süd-Neu-Guinea und ZAGLOSSUS Gill, Hand und Fuß mit 3 Krallen; *Zagl. Bruyni* Peters & Doria Nordwest-Neu-Guinea, mit den 3 Subspecies *Zagl. Bruyni villosissima* Dubois östliche Küste der Geelvink-Bai, Nord-Neu-Guinea; *Zagl. Bruyni nigroaculeata* Rothsch. Sorong, Küste des Mc Cluer Golfes und Onin-Halbinsel und *Zagl. Bruyni Goodfellowi* O. Thomas von Salawatti.

II. Familie: ORNITHORHYNCHIDAE. Aquatil, dicht behaart ohne Stacheln, mit breitem nacktem Schnabel, der dem einer Ente gleicht. Mundspalte weit, Zunge breit; in der Jugend 3 Paar funktionierender multituberku-

Fig. 12. Prozaglossus Bartonii. Nach einem lebenden Exemplar im Zoologischen Garten in Amsterdam.

larer Zähne im Ober- und Unterkiefer; später hornige Kauplatten. 5 Krallen an Hand und Fuß, letzterer mit Schwimmhäuten, 19 Thoraco-lumbal-Wirbel.

ORNITHORHYNCHUS Blumenbach. *O. anatinus* Shaw. Schnabeltier. In Flüssen in Tasmanien und Südwest-Australien. Baut Gänge an steilen Ufern mit Eingang von der Wasserseite her, in deren Endkammer das Weibchen 2 Eier legen und ausbrüten soll. Nach anderen soll es ovovivipar sein. Nährt sich von kleinen Tieren des Wassers, namentlich Mollusken.

Vorgeschichte der Monotremata[1]).

Die unzweifelhaften Reste von ausgestorbenen Monotremen, die man in plistocänen Lagen Australiens gefunden hat, werfen kein Licht auf die

1) Die nur fossil bekannten Familien, Genera und Species sind durch + kenntlich gemacht.

Vorgeschichte unserer heutigen Monotremen. +Echidna oweni Krefft und +E. amplor de Vis übertrafen Zaglossus an Größe. Dagegen war +Ornithorhynchus agilis de Vis kleiner als das heutige Schnabeltier.

Schädel von Desmostylus von unten.

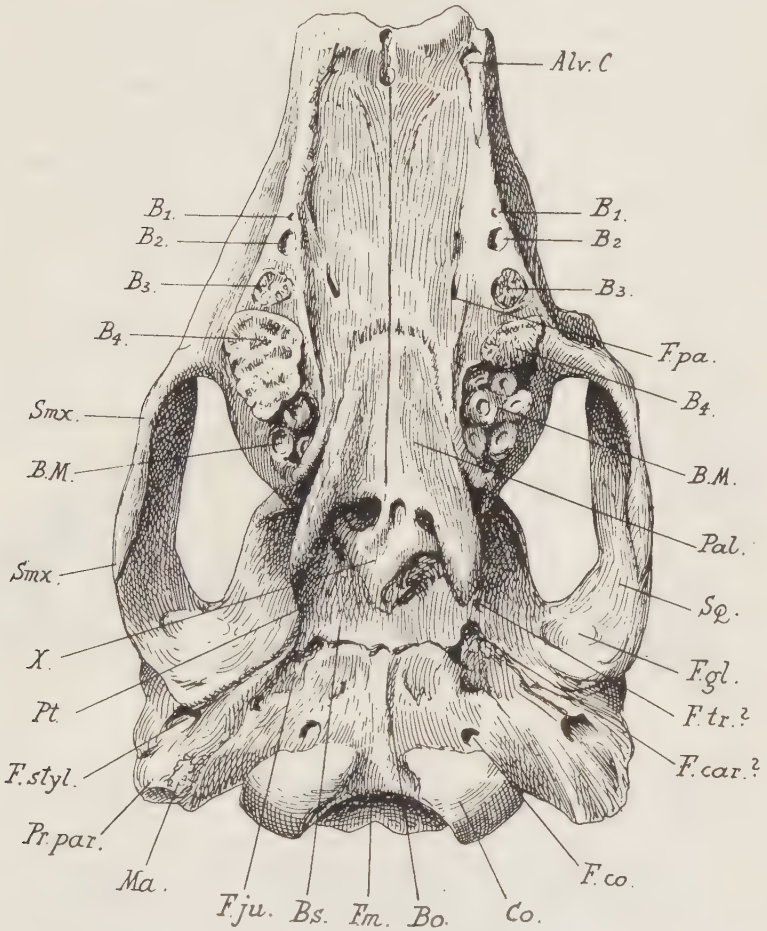


Fig. 13. Desmostylus hesperus Hay. Schädel von der Unterseite und von rechts gesehen. Miocän von Oregon, Mündung des Spencer Creek in die Yaquina Bay. Länge des erhaltenen Schädelteiles 31 cm (Schnauze fehlt). Nach O. Abel, 1922. *Alv. C.* Alveole für den linken Eckzahn, B_1. — B_4. erster bis vierter Backenzahn des „Milchgebisses", *B. M.* Backenzahn des permanenten Gebisses, *Bo.* Basioccipitale, *Bs.* Basisphenoideum, *Co.* Condylus occipitalis, *F.* Frontale, *F. car.*? Foramen caroticum, *F. co.* Foramen condyloideum, *F. gl.* Fossa glenoidalis, *F. io.* Foramen infraorbitale, *ju* Foramen jugulare, *F. m.* Foramen magnum, *F. o.* Foramen occipitale, *F. pa.* Foramen palatinum, *F. s. sq.* Foramen suprasquamosale, *F. sq.* Foramen squamosale. *F. styl.* Foramen stylomastoideum, *F. tr.*? Foramen transversum, *Ju.* Jugale. *L.* Lacrymale, *Ma.* Mastoideum, *M. a. e.* Meatus auditorius externus, *N.* Nasale, *Os* Orbitosphenoideum, *Pa.* Parietale, *Pal.* Palatinum, *Pmx.* Praemaxillare, *Pr. par.* Processus paroccipitalis, *Pt.* Pterygoideum. *Smx.* Supramaxillare, *So.* Supraoccipitale, *Sq.* Squamosum, *X.* unbestimmter Knochen.

Alle weiteren Versuche, die Vorgeschichte der Monotremen aufzuklären, bewegen sich auf hypothetischem Gebiet. Neuerdings hat O. Abel (1922) die Ansicht vertreten, daß die beiden Arten von + Desmostylus Marsh unter die + Multituberculata einzureihen seien und Beziehungen zu den Monotremata hätten. Es handelt sich um Knochenreste aus mittelmiocänen marinen Schichten der nordpazifischen Küsten, die auf ein herbivores Tier hinweisen, das meist als zu den Sirenia, von anderen als zu den Elefanten gehörig, angesehen wurde; während Abel (1919), auch auf Grund der Stoßzahnbewaffnung des Ober- und Unterkiefers, sowie des Baues der Backenzähne, auf Ähnlichkeit mit Hippopotamus hinwies. Seine neuere Auffassung stützt sich auf das Gebiß, ferner auf das Vorhandensein eines posttemporalen Fensters, das, wie bei den lebenden Monotremen, von einem Muskel durchzogen gewesen sein dürfte, in erster Linie aber auf

Schädel von Desmostylus von der Seite.

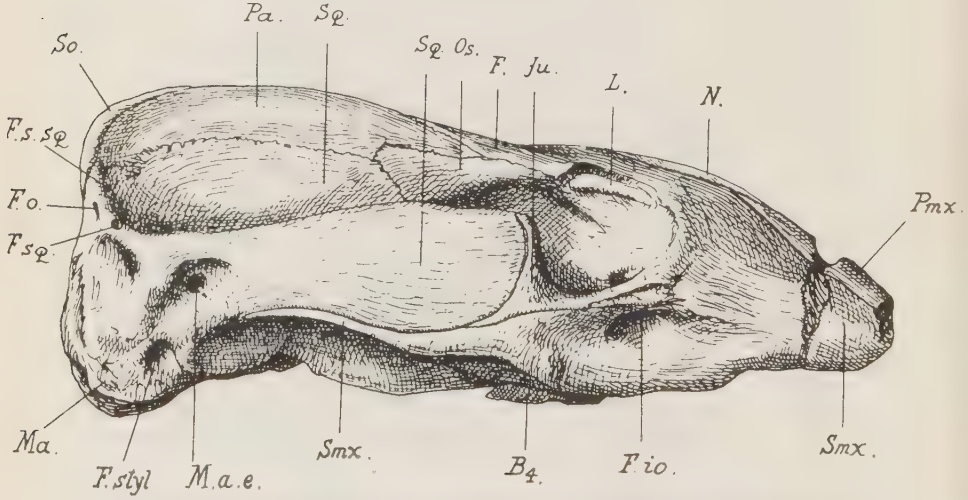


Fig. 14. Figurenerklärung s. Fig. 13 auf S. 43. Nach O. Abel, 1922.

den Bau des Jochbogens, in welchem das Jugale auf dessen orbitale Oberseite verdrängt ist, ähnlich wie Broom (1914), einigermaßen hypothetisch, dies zeichnet für + *Polymastodon*, übrigens dem einzigen Vertreter der + Multituberculata (s. S. 84), von dem dies erwähnt wird. Im übrigen zeigt dessen Jochbogen eine andere Struktur als + Desmostylus. Hier ist derselbe nach Abel, wie bei Monotremata, ausschließlich aus dem Processus zygomaticus des Maxillare und Squamosum aufgebaut, und zwar so, daß ersterer bis zur Gelenkfläche für den Unterkiefer reicht. Echidna hat das Jugale verloren, beim jungen Ornithorhynchus aber hat es eine ähnliche Lage am Jochbogen (Fig. 4) wie bei Desmostylus und erscheint später als eine Apophyse des Maxillare, ähnlich wie bei Manis. Abel findet hierin Anlaß, auf die Ähnlichkeit mit Ornithorhynchus hinzuweisen, und damit auf die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhanges der Monotremata mit den Multituberculata.

An diesen Zusammenhang ist auch durch andere Forscher gedacht, wie später bei Besprechung der sogenannten mesozoischen Säugetiere näher dargelegt werden soll.

Hier sei nur daran erinnert, daß die Divergenz der beiden recenten Familien der Monotremen, die andererseits so deutliche Merkmale genetischer Zusammengehörigkeit aufweisen, nur erklärlich ist durch die Annahme einer langen Vorfahrenreihe. Der letzte Bearbeiter ihres Schädels, M. S. Watson (1916), weist denn auch auf dessen enge Übereinstimmung in den beiden Familien, begnügt sich aber im übrigen mit der Feststellung, daß die Struktur des Schädels am besten erklärt werde durch die Annahme, daß die Monotremata die verhältnismäßig wenig veränderten Nachkommen seien sehr früher Mammalia, aus denen die Theria (s. S. 4) entsprangen.

Zum Schlusse sei der Vollständigkeit halber auch einer genealogischen Phantasie Ameghinos gedacht.[1] Aus eocänen Schichten Patagoniens beschrieb er unter dem Namen †*Adiastaltus* und †*Anathitus* einzelne Knochen, die zwar solchen der Edentata (s. dort) sich nähern sollten, ihm aber Anlaß gaben, sie Monotremen zuzurechnen und zu der Hypothese führten, daß Edentaten und Monotremen genealogisch zusammenhingen in der Gruppe der **Peltateloidea,** der er später (1908) noch die Cetaceen hinzufügte und als Homalodonta vereinigte. Diese theoretische Hauptabteilung der Säuger wird **Archeopelta** genannt, sie soll von „theromorphen Reptilien" abstammen.

II. Unterklasse: Marsupialia.

II. Ordnung: Marsupialia.

(Didelphia de Blainville. Metatheria Huxley.)

Die heutzutage etwa 230 Arten umfassenden Beuteltiere zeigen große Verschiedenheit in ihrer Körperform, in ihrem Gebiß, in ihren Gliedmaßen, entsprechend der außerordentlich großen Verschiedenheit ihrer Lebensweise. Es gibt unter ihnen carnivore, insektivore, herbivore, rhizophage; laufende, fliegende, kletternde, grabende Arten; andere bewegen sich springend, wieder andere ähneln durch ihre Fußstruktur den Ungulaten oder durch ihr Gebiß den Nagern. Es gab denn auch eine Zeit, in der man meinte, unsere heutigen Carnivora, Insectivora, Ungulata und Rodentia hätten selbständig aus entsprechenden parallelen Formen der Marsupialia ihren Ursprung genommen, und damit gab man letzteren eine zentrale Stellung im System. Heute wissen wir, daß es sich bei diesen Ähnlichkeiten, bei diesen Parallelismen um Konvergenzerscheinungen handelt, hervorgerufen durch gleichartige Lebensweise. Unsere heutigen Marsupialia bilden trotz Verschiedenheiten nach dem Äußeren und nach der Lebensweise eine homogene Gruppe von Tieren, welche Verwandtschaft, aber ganz anderer Art und weit zurückliegend, mit Carnivora und Insectivora besitzen. Auch sucht man nicht mehr, wie bis vor kurzem, bei den Monodelphia

nach Merkmalen der Marsupialia, als Zeugnisse für die, eine Zeitlang alles beherrschende Frage, daß die Monodelphia ein Marsupialierstadium durchlaufen hätten.

Durch eine Anzahl Merkmale stehen sie zwischen den Monotremata und Monodelphia. Bis vor kurzem lehrte die Wissenschaft, daß sie mit ersteren übereinstimmten im Fehlen einer Placenta und dadurch zusammen mit ihnen die Aplacentalia bildeten. Diese Auffassung ist in dieser Form hinfällig geworden. Da sie ferner vivipar sind, ihre Jungen an Zitzen aufsäugen und auch in verschiedenen anderen Punkten mehr den Monodelphia sich nähern, stehen sie diesen überhaupt weit näher als den Monotremen. Trotzdem kommt ihnen, gegenüber den Monodelphia, der Wert einer Subklasse zu, die man im Hinblick auf die Anwesenheit von zwei Vaginae mit de Blainville Didelphia nennen kann, oder mit Illiger Marsupialia wegen des fast allgemeinen Besitzes eines Beutels (Marsupium) beim Weibchen, in welchem das bei der Geburt unvollkommene Junge anfänglich aufbewahrt wird. In neuerer Zeit wird auch der Name Metatheria gebraucht, mit welchem Huxley die phylogenetisch höhere Stellung der Marsupialia gegenüber den Monotremata (Prototheria) andeuten wollte, wie auf S. 2 näher erörtert wurde.

Alle Marsupialia haben ein gut entwickeltes Haarkleid, von dem folgendes hervorzuheben ist. Zunächst der irisierende goldige Schimmer der Haare von Notoryctes, analog dem Irisglanz von Chrysochloris, eine unter Säugern einzige Erscheinung. Die meistens einfache Färbung des Pelzes zeigt bei Perameles, Lagostrophus und Thylacinus dorsale schwarze Querstreifen auf dem Rumpfe, die bei letzterem bis auf 14 steigen können. Bei Phalanger maculatus unterscheidet sich das Männchen durch unregelmäßige rostrote bis schwarze Fleckung auf dem übrigen sehr variabel gefärbten helleren Pelz vom ungefleckten Weibchen, ein Unterschied, der aber für letzteres auf der Insel Waigeu fortfällt. Noch merkwürdiger ist Dasyurus, dessen unregelmäßige weiße Fleckung bei einer Art bis auf den Schwanz sich ausdehnt; namentlich aber dadurch, daß bei D. viverrinus eine schwarze Varietät auftritt und daß beide Farbenspielarten in einem Wurf vorkommen und sichtlich nicht örtlich getrennt sind. Genau dasselbe ist von Didelphys bekannt, bei dem die weiße oder schwarze Farbe der langen, steifen Grannenhaare den betreffenden Individuen ein weißgraues oder ein schwarzes Ansehen geben. Auffällige Längsstreifung tritt nur bei Dactylopsila trivirgata auf. Auf S. 31, Bd. I kam bereits zur Sprache, daß die dem Männchen von Macropus rufus eigentümliche rote Farbe das Sekret von tubulösen Drüsen ist, das eingetrocknet und daher abreibbar dem Haare aufliegt.

Häufig ist der Schwanz, der bei Acrobates und Distoechurus zweizeilig behaart ist und bei Didelphys, Phalanger und Pseudochirus ein Greifschwanz ist, beschuppt und dementsprechend seine Behaarung noch eine primitive, indem drei Haare, selten weniger, zuweilen mehr, hinter jeder Schuppe stehen. Auch an anderen Körperstellen können Dreihaargruppen (I, S. 12) noch auftreten.

Sehr allgemein finden sich schwellkörperhaltige Spürhaare am Kopf, hauptsächlich in der Umgebung der Mundöffnung, ferner oberhalb und unterhalb des Auges. Daneben treten im antebrachialen Teil der Vordergliedmaßen sogenannte Carpalvibrissae auf. Solchen sinuösen Tasthaaren begegnet man ausnahmsweise auch am Tarsus (Petaurus, Trichosurus).

Eine bemerkenswerte epidermoidale Bildung ist der runde oder platte Hornnagel an der Schwanzspitze von Onychogale und Peragale lagotis.

Die Nagelbekleidung der Nagelphalangen ist eine unguiculate; sie kann spezifische Änderung erfahren, wie beim Skelet behandelt werden soll. Der 1. Zehe des Fußes fehlt mit Ausnahme von Notoryctes stets die Kralle. Nur die Caenolestidae haben am reduzierten Hallux einen schwachen Nagel.

Eine Flughaut verbindet die Gliedmaßen bei Petauroides, Petaurus und Acrobates. Sie ist aber offenbar jedesmal selbständig entstanden, da diese drei Genera nur ganz entfernte Verwandtschaft zeigen, während jedes derselben nahe verwandt ist mit den ihnen jeweilig entsprechenden Genera Pseudochirus, Gymnobelideus und Distoechurus ohne Flughaut. Die Flughaut ist stets nur ein Plagiopatagium (s. bei Chiroptera und Dermoptera), also nur zwischen den Gliedmaßen entwickelt, und zwar in verschiedener Abstufung. Sein Maximum erreicht es bei Petaurus, wo es sich vom ulnaren Finger bis zum Fußgelenk ausdehnt.

Außer zwei seitlich gelagerten Analdrüsen, die sehr allgemein vorkommen, vereinigen sich die Hautdrüsen nur selten zu größeren Drüsenkörpern wie bei Trichosurus-, Myrmecobius- und Didelphysarten, wo an unbehaarter Stelle in der vorderen Brustgegend tubulöse und alveoläre Drüsen, teilweise von komplizierter Form, ausmünden [Beddard].

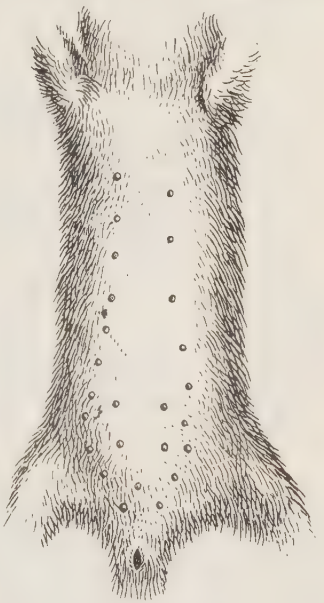


Fig. 15. Anordnung der Zitzen bei Peramys (Didelphys Henseli). Nach O. Thomas.

Die Milchdrüsen liegen stets an der Bauchfläche. Von ihnen steht fest, daß sie den merocrinen tubulösen Hautdrüsen angehören; sie münden stets durch Zitzen aus. Die Entwicklung der letzteren wurde in Bd. I, S. 41 ausführlich besprochen. Hinsichtlich ihrer Zahl und Anordnung, die ebenfalls neuerdings, namentlich durch Bresslau, gründlich untersucht wurden, fällt zunächst auf, daß ihre Anzahl, die zwischen 2 und 25 liegt, am höchsten ist bei den ursprünglichsten Beuteltieren, den Didelphyidae. Unter ihnen erreicht Peramys henseli das Maximum mit 17—25, das Minimum Caluromys mit 5—7. Bei den genealogisch sich daran anschließenden Dasyuridae kommen höchstens noch 10 vor: eine Anzahl, die bei Sarcophilus, Thylacinus, Myrmecobius auf 4, bei dem aberranten Notoryctes gar auf 2 sinkt, bei den ebenfalls noch primitiveren Peramelidae auf 8, ausnahmsweise auf 6. Diese innerhalb der genannten Polyprotodontia wahrnehmbare Reduktion fand auch bei den Diprotodontia statt, und zwar bei den Phalangeridae auf 4, selten individuell auf 2; ebenso bei den Phascolarctidae und bei den Macropodidae auf 4.

Neben der Reduktion in der Zahl, die in Hauptsache parallel geht mit unserer Vorstellung über die Genealogie der Marsupialia, tut dies auch die Fixierung der Anzahl Zitzen, die bei den primitiven Formen im allge-

meinen eine schwankende ist. Namentlich seit O. Thomas (1888) wissen wir, daß bei den Didelphyidae die Zahl der Zitzen stets eine ungrade ist, indem in einer lateralen Reihe jederseits 3—11 und medial dazwischen 1 oder 3—5 Zitzen auftreten. Wichtig ist ferner, daß die Didelphyidae zwei Arten der Zitzenanordnung zeigen. Die eine schließt sich an den allgemeinen Beuteltierzustand an, indem die Zitzen mehr oder weniger kreisförmig angeordnet auf dem Abdomen liegen. Bei der anderen (Fig. 15) erstrecken sie sich von der Achselhöhle bis zur Kloake, was der Fall ist bei Peramys Less. und Marmosa Glog.

Den Männchen fehlen Zitzen, nur bei jungen Didelphyidae treten sie vorübergehend auf.

Die Beuteltiere entlehnen ihren Namen dem ventral gelegenen Brutbeutel, Marsupium, einer Duplikatur der Bauchhaut, versehen von einem quergestreiften Sphincter marsupii, welcher der Muskulatur der Bauchhaut angehört. Wir wissen jetzt (I, S. 41), daß er dem analogen Organ von Echidna: dessen Incubatorium nicht homolog ist, sondern nur eine Homoplasie desselben darstellt; er unterscheidet sich von ihm auch dadurch daß er die Laktationsperiode überdauert, somit ein Dauerorgan ist. Das Marsupium ist als ein Erwerb der Marsupialia zu betrachten. Und wenn wir die über die ganze Bauchfläche mancher Didelphyidae sich erstreckenden Zitzen als den ursprünglichen Zustand ansehen wollen, folgt daraus, daß ein sie umfassender Beutel von solcher Ausdehnung nicht wohl möglich ist. Er fehlt ihnen denn

Fig. 16. Schema der Wirkungsweise der Marsupialtaschen bei Sminthopsis crassicaudata. Das Beuteljunge hängt innerhalb des nur angedeuteten Beutels an einer (punktiert gezeichneten) Zitze, die bis tief in den Rachen hineinreicht. Vergr. 1,5 : 1. Nach Bresslau.

auch, ebenso wie ein Sphincter marsupii. Nur bei kreisförmiger, abdominaler Anordnung der weniger zahlreichen Zitzen tritt er bei ihnen als die Zitzen seitlich umfassende Beutelfalten auf oder als mehr oder weniger gut entwickelter Beutel. So bildet er bei Didelphys marsupialis einen kranialwärts, bei Chironectes minimus einen kaudalwärts sich öffnenden Beutel. Auch bei Dasyuridae kann er bei einigen Arten noch schwach entwickelt sein. Unter diesen ist er bei Myrmecobius gar rudimentär geworden; er wird zwar noch angelegt, verschwindet aber wieder, der Sphincter erhält sich aber nach Leche. Den beutellosen Didelphyiden geht aber eine solche vorübergehende Anlage ab, und da ihnen auch der Sphincter fehlt, spricht das dafür, daß sie ursprünglich noch keinen Beutel hatten und daß er erst in ihrem Kreise erworben wurde. Die Diprotodonten haben stets einen nach vorn sich öffnenden ausgiebigen Beutel. Bei den mit einem Beutel versehenen Polyprotodontia öffnet er sich meist nach hinten, zuweilen auch nach vorn oder unten.

In Bd. I wurde auf S. 41 dargelegt, daß nach Bresslau der Beutel auf Grundlage von Marsupialtaschen sich entwickelt, die, im einfachsten Fall, zuerst als Ringfalten im Umkreis der einzelnen Mammaranlagen auftreten, weiterhin aber an den Rändern verschmelzen und die Beutelfalten liefern. Die Vermutung ist denn auch gestattet, daß vor der Ausbildung des Beutel diese ringförmigen Falten um die Zitzen da waren, zur Sicherung des hilflos an der Zitze hängenden Jungen. Eine Sicherung, wie sie Bresslau

bei dem Dasyuriden Sminthopsis crassicaudata beobachtete, wo die Bauchfläche des Beutels durch die Falten der 8 Marsupialtaschen in eine Anzahl Abteilungen geschieden ist (Fig. 16).

Ebenso wie Zitzenrudimente kommen bei männlichen Didelphyidae auch vorübergehend Beutelrudimente vor. Sie sind ebenfalls von australischen Beutlern beschrieben worden, z. B. von Thylacinus. In der Tat sind dies aber nur Hautfalten, die häufig den Stiel des Scrotum umgeben. Sie liegen denn auch mehr kaudalwärts als der Beutel.

Außer dem Beutel besitzen die weiblichen Beuteltiere einen offenen Leistenkanal, durch welchen ein dem Musculus cremaster der Männchen homologer Muskel hindurchtritt, dessen Fasern sich vom Musculus transversus abdominis abspalten und über die Milchdrüsen ziehen. Er kann somit unter Mithilfe der Beutelknochen diese Drüse komprimieren (Musculus compressor mammae). Dies ist eine wichtige Funktion im Hinblick auf den ganz unreifen Zustand, in welchem das Junge geboren wird. Allerdings klettert es beim Opossum, nach C. Hartman (1924) selbständig am Leibe der Mutter in den Beutel; sonst aber wird angegeben, daß die Mutter es, meist wohl mit den Lippen, an die Zitze legt, an welcher es hängen bleibt, jedoch anfänglich noch nicht zu saugen vermag. Die Milch wird ihm daher eingespritzt (s. unten S. 55).

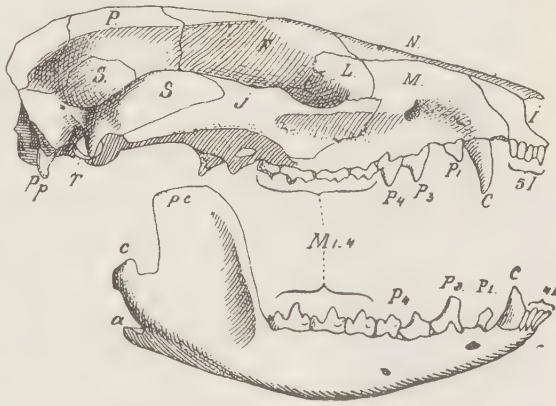


Fig. 17. Schädel von Didelphys marsupialis ♀. Nach Winge. *a* Processus angularis; *c* Condylus mandibulae; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *P* Parietale; *pc* Processus condyloideus mandibulae; *Pp* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *T* Tympanicum.

Außerordentlich verschieden ist die Form des Schädels entsprechend der großen Verschiedenheit seiner Betätigung, da er dann einem insectivoren oder herbivoren, dann wieder einem rhizophagen, nagenden oder einem carnivoren Beuteltier angehört. Damit steht gegenüber der auffälligen Verlängerung seines facialen Teils bei Caenolestidae (Fig. 38) und Peramelidae, welche bei Didelphyidae schon weniger auffällig ist, der kurze Gesichtsschädel der Phascolarctidae und Phalangeridae, die einen meist kurzen breiten Schädel haben, gegenüber dem gestreckten der ersteren. Trotzdem verleugnen sich die zahlreichen gemeinsamen Züge nicht, welche gute Merkmale für die Marsupialia liefern. Entsprechend dem geringen Ausmaß des Großhirns ist die vordere und mittlere Partie der Schädelhöhle klein und von der Höhle für das Kleinhirn durch ein fast vertikales Tentorium geschieden, das aber bei Caenolestes nur durch eine niedrige Leiste vertreten ist. Die Augenhöhlen sind hinten, wenn überhaupt, nur ganz unvollständig abgegrenzt von der Schläfengrube. Der Jochbogen ist stets vollständig und das Jugale groß.

Es erstreckt sich bis zur Fossa glenoidea und bildet fast stets deren Außenfläche. Im knöchernen Gaumen, namentlich insoweit er gebildet wird durch die Palatina, fehlen nur ganz ausnahmsweise (einige Arten von Dendrolagus) größere oder kleinere Öffnungen (Vakuositäten), die aber erst bei der Verknöcherung des Schädels auftreten und daher sekundärer Art sind. Diese Foramina palatina, die wohl zu unterscheiden sind von gleichnamigen Nervenlöchern und daher besser als Fenestrae palatinae zu bezeichnen sind, können von hintenher den größten Teil des knöchernen Gaumens zum Schwinden bringen und auch den Gaumenteil der Maxillaria in Mitleidenschaft ziehen. Sie treten auch bei Insectivora auf.

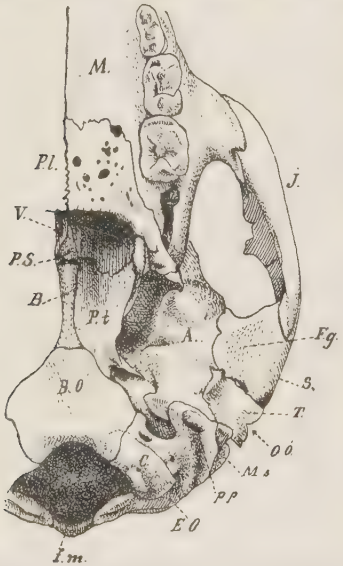


Fig. 18. Ventralfläche des Schädels von Halmaturus ruficollis Less. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *Fg* Fossa glenoidea; *fm* Foramen magnum; *J* Jugale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoid; *OO* Ohröffnung; *Pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *V* Vomer. $^1/_1$.

Das Lacrymale hat einen umfangreichen orbitalen Teil, vom facialen durch einen vorspringenden Rand geschieden, in welchem meist das Foramen lacrymale liegt, dem sich häufig ein facial gelegenes zugesellt. Die langen Nasalia haben die Tendenz zur Verbreiterung frontalwärts, wodurch der maxillo-frontale Kontakt eingeengt werden kann; bei Phascolomys bis zum totalen Schwunde, da die hier enorm verbreiterten Nasalia mit dem Lacrymale in breitem Kontakt sind. Einzig in ihrer Art ist bei einzelnen Arten von Caenolestes (Fig. 38) die Vakuität jederseits zwischen Nasale, Frontale und Maxillare, ohne daß sich eine Expansion der Nasenhöhle (s. unten) bemerkbar macht. Sie erinnert an die gleichgelegene Vakuität (Ethmoidallücke) bei vielen Artiodactyla.

Die Foramina incisiva (palatina anteriora) können, namentlich bei Caenolestes, auffallende Länge erreichen. Ihre knöcherne seitliche Begrenzung wird entweder einzig durch die Intermaxillaria geliefert, oder es beteiligt sich in verschiedener Ausdehnung (Caenolestes, Perameles, Didelphys) auch das Maxillare daran.

Bei keiner anderen Ordnung der Säugetiere, die Insectivora ausgenommen, können sich, nach van Kampen, so viele Bestandteile an der Begrenzung der Paukenhöhle beteiligen. Ursprünglich, wie bei Didelphyidae und Caenolestes, ist das Tympanicum hufeisenförmig, vertikal gelagert und bleibend frei vom Schädel. Erst bei den Diprotodontia verschmilzt es zuweilen (Phalangeridae) mit Mastoid, Squamosum und meist auch mit der Bulla. Es beteiligt sich, im Gegensatz zu den Monodelphia, nie oder ausnahmsweise nur ganz unbedeutend, durch Verbreitung seines medialen Randes, an obengenannter Begrenzung der Paukenhöhle. Deren knöcherner Verschluß kommt vorn und in Hauptsache zustande durch einen Processus tympanicus des Alisphenoid, der also eine Bulla alisphenoidea liefert, die

bei Perameles und Peragale sehr umfangreich werden kann. Nur bei Phascolomys fehlt der Proc. tympanicus des Alisphenoid und wird er durch einen solchen des Squamosum vertreten, der zwar auch bei anderen Diprotodontia vorhanden ist, aber durch den tympanalen Fortsatz des Alisphenoid überdeckt wird. Nur bei Macropus reicht derselbe bis zum Proc. paroccipitalis und schließt damit die ganze Paukenhöhle ab. Sonst wird deren untere Wand gebildet durch ein Skeletstück, das vermutlich ein Entotympanicum ist, das frühzeitig, meist mit dem Petrosum, als dessen Fortsatz es erscheint, verwächst; auch wohl mit dem Mastoid, das die hintere Wand der Trommelhöhle bilden kann. Ursprünglich fehlt ein knöcherner äußerer Gehörgang. Erst bei Dasyuridae und Peramelidae erscheint er als kurzer, schalenförmiger Auswuchs des Tympanicum, der erst bei Diprotodontia als Regel eine ziemlich lange geschlossene Röhre bildet (Fig. 18). Ungefähr in der genannten Reihenfolge bilden sich zunehmend epitympanale Lufthöhlen aus, die mit der Paukenhöhle kommunizieren und Mastoid und Exoccipitale aufblähen. Sie fehlen den Didelphyidae. Die Tuba Eustachii liegt zwischen Petrosum und dem Proc. tympanicus des Alisphenoid.

Der Kanal für die Arteria carotis interna liegt nicht, wie bei der großen Mehrzahl der Monodelphia, zwischen Basisphenoid, Alisphenoid und Petrosum, also im Foramen lacerum anterius (medium) oder diesem benachbart, sondern durchbohrt das Basisphenoid[1]) (I, S. 59). Auch fehlen die Processus clinoidei, was vielleicht mit der geringen Entwicklung der genannten Arterie zusammenhängt, entsprechend der Kleinheit des Gehirns. Der Durchtritt des IX., X. und XI. Hirnnerven und der Vena jugularis geschieht in gewohnter Weise durch das Foramen lacerum posterius (For. jugulare). Besondere Öffnungen (Foramina optica) für die Nervi optici durch die Orbitosphenoidea, die knorpelig bleiben oder nur sehr klein sind, fehlen. Sie treten mit anderen Nerven durch die Foramina sphenorbitalia (Fissurae orbitalis), wie dies von einer Reihe anderer Säugetiere (I, S. 63) bekannt ist. Fraglich ist, ob dies ein ursprünglicher Zustand ist oder aber Folge des Schwundes der Knochenbrücke, welche beide Löcher scheidet [Winge]; ähnlich wie bei Traguliden z. B. selbst die zwei Foramina optica zu einem Loch verschmelzen. Das Basisphenoid wird häufig durchquert durch einen Venenkanal. Dieser Canalis transversus entspricht nach Gregory vielleicht dem gleichnamigen Kanal bei simplicidentaten Rodentia. Im Alisphenoid liegt ein selbständiges Foramen rotundum für den zweiten Ast des Trigeminus; ebenso wie ein Foramen ovale für den dritten Ast. Ein Foramen condyloideum für den Hypoglossus ist vorhanden; allgemein scheint sich letzterem ein zweites Loch zuzugesellen. Die Gelenkgrube für den Unterkiefer wird meist durch das Squamosum geliefert, bei Didelphys u. a. auch noch durch das Alisphenoid und bei verschiedenen Macropodidae, auch durch das Jugale, das überhaupt die laterale Begrenzung der Gelenkgrube bildet.

Nur bei Tarsipes fehlt die Eigentümlichkeit des Unterkiefers, daß sein Processus angularis stark nach innen eingebogen ist (I, Fig. 68). Das kommt auch einigen Rodentia zu, wohl verursacht durch den Musculus pterygoideus. Die Form des Gelenkkopfes des Unterkiefers, und damit die seiner Gelenkgrube, wechselt mit dem Gebrauch des Unterkiefers, mit der Art des Gebisses und der Ernährung. Bei carnivoren und insectivoren Marsu-

1) Nur von Acrobates ist der monodelphe Zustand bekannt.

pialia ist die Bewegung die eines Charniergelenkes. Der Condylus ist dementsprechend walzig, wenigstens rundlich, wenn auch niedrig. Letztere Form wird der Hauptsache nach auch bewahrt, wo dem Unterkiefer Gleitbewegungen, namentlich auch seitlich, gestattet sind. Bei den Phalangeridae ist selbst Rotation jeder Unterkieferhälfte, ähnlich wie bei simplicidentaten Rodentia, möglich. Und ähnlich wie bei manchen dieser findet sich ein von den Känguruhs seit langem bekannter starker Musc. orbicularis oris, der nach E. Cords (1918) halbringförmig den vorderen Teil der Unterkieferhälften umgibt, wobei ein Teil seiner Fasern Befestigung an den Alveolen der Incisivi findet. Er wird vom N. facialis innerviert und wirkt als Antagonist gegenüber der rotatorischen Eigenbewegung der Unterkieferhälften, die auch Lönnberg (1902) bei verschiedenen Marsupialia feststellte.

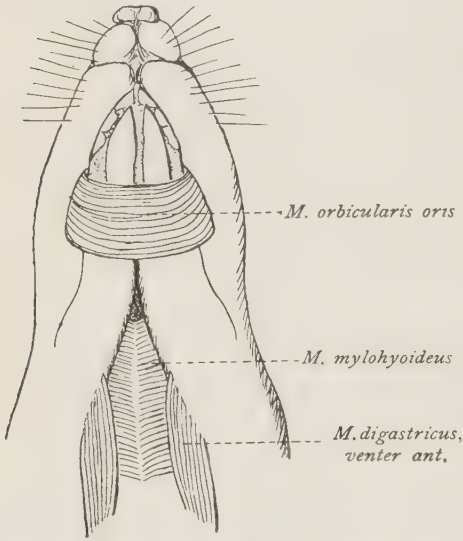


Fig. 19. Unterseite des Schnauzenteils von Macropus rufus. Nach E. Cords.

Das Zungenbein ist verschieden gebaut. Sein Körper kann breit bis sehr schmal sein. Die hinteren Hörner (Cornua branchialia) können mit dem Thyreoid zusammenhängen; sie übertreffen in Breite meist die vorderen, auch wo letztere nicht reduziert sind. Deren Reduktion ist bei Polyprotodontia eine weitgehende; nur bei einzelnen Diprotodontia findet sich noch ein Hypo-, Kerato- und Stylhyale. Eine ligamentöse opisthotrematische Verbindung mit dem Schädel hat denn auch nur bei den Diprotodontia statt. Das Vorkommen eines Tympanohyale ist zweifelhaft.

Regel ist, daß die Wirbelsäule 13 bewegliche Rippen trägt; hiervon weicht nur Phascolomys und Notoryctes mit (13—) 15 und Phascolarctus mit 11 ab. Dem Atlas fehlt der Arterienkanal in den Querfortsätzen bei Caenolestes, einzelnen Didelphyidae, Perameles und Notoryctes. Bei letzterem sind der 2.—6. Halswirbel zu einer Knochenmasse verwachsen als Anpassung an die grabende Lebensweise. Dementsprechend ist auch das Sacrum zu einer Stütze beim Graben ausgebildet durch die enorme Vergrößerung und totale Verwachsung der Sakralwirbel, deren Zahl auf 6 vermehrt ist, während gewöhnlich nur 2—3; 4—5 bei Phascolomys, 3—4 bei Phascolarctos und Phascogale vorkommen. Die Zahl der Schwanzwirbel kann einerseits, wenn es sich um einen Greifschwanz handelt, wie bei Phalanger zwischen 21 und 31, bei Didelphyiden gar zwischen 19 und 35 liegen. Die Hämapophysen sind alsdann gut ausgebildet, ebenso wie im starken Springschwanz der Macropodidae. Umgekehrt sind die 7—15 Schwanzwirbel verhältnismäßig rudimentär im äußerlich fast fehlenden Schwanz von Phascolomys und Phascolarctos. Bemerkenswert ist, daß bei Perameles doreyana zwischen den geschwänzten Exemplaren lokal eine schwanzlose Varietät auftritt, die als

Anuromeles beschrieben wurde, aber nach L. Cohn (1910) nicht als Trauma oder Monstruosität, sondern als erbliche, mendelnde Ausfallserscheinung aufzufassen ist.

Der Schultergürtel hat beim erwachsenen Tier gleichen Bau wie bei Monodelphia insofern, als im Gegensatz zu den Monotremata das „Coracoid" eine Apophyse (Proc. coracoideus), der Scapula geworden ist. In Bd. I, auf S. 123, Fig. 95 sahen wir aber, daß nach Brooms Entdeckung das Beuteljunge mit einem Coracoid geboren wird, das mit dem Sternum sich verbindet. Wie bei Monodelphia, zeigt die Scapula ihre höhere Differenzierung auch in der Ausbildung einer Crista scapulae zur Trennung der Fossa supra- und infraspinata. Die Clavicula fehlt oder ist rudimentär nur bei den Peramelidae, welche in Nahrungsweise und im Gebrauch der Gliedmaßen wie Ungulaten sich verhalten. Der Humerus hat meist ein Foramen entepicondyloideum; Radius und Ulna sind meist gegeneinander beweglich. Im erwachsenen Carpus fehlt ein freies Centrale; Scaphoid und Lunatum sind zuweilen verschmolzen, gewöhnlich aber ist letzteres klein. Die Zahl der Finger und Phalangen ist normal; die Nagelphalangen tragen Krallen. Nur Caenolestes hat an dem I. und V. etwas verkürzten Fingern kleine stumpfe Nägel. Weiter geht die Reduktion der Hand bei den Peramelidae, indem bei Perameles und Peragale Finger I und V nagellose, verborgene Stummel darstellen; der unguligrade Choeropus aber den I. und V. Finger verloren hat, der IV. nur noch rudimentär ist, so daß der Körper auf dem II. und III. ruht. Da ferner die Metacarpi verlängert und die gespaltenen Endphalangen hufartige Nägel tragen, so erinnert die Hand an die der artiodaktylen Ungulaten. Das Becken (Fig. 20) ist ausgezeichnet durch eine lange Symphyse des Pubis und Ischium und durch die Beutelknochen (Ossa marsupialia), die nur bei Thylacinus mehr rudimentär bleiben und nicht verknöchern. Es sind zwei lange, dem Pubis aufsitzende Knochen, die sich knorpelig mit dem Beckenknorpel anlegen, daher keine Sehnenknochen, etwa im Musculus pyramidalis sind. Ausführlich ist über ihre Bedeutung auf S. 143, Bd. I, Fig. 109 gehandelt. Auffallend ist die Länge ihrer Basis bei Caenolestes, der dementsprechend denn auch eine nur durch das Pubis gebildete äußerst kurze Symphyse hat (I, Fig. 109). Die Beutelknochen kommen beiden Geschlechtern zu und haben nur ganz indirekt mit dem Laktationsgeschäft etwas zu tun, insofern sie bei der Kompression der Milchdrüse gassiv mithelfen (S. 49). Im übrigen ist ihre Funktion unbekannt.

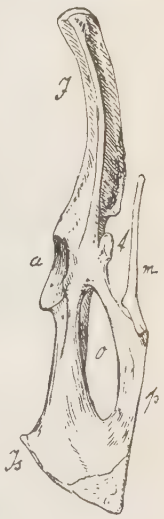


Fig. 20. Rechte Beckenhälfte von Macropus. Nach Flower. *a* Acetabulum; *I* Ilium; *Is* Ischium; *m* Beutelknochen; *o* Foramen obturatum; *p* Pubis; *t* Tuberculum pectineum.

Nur bei Caenolestes und Phascolomys tritt ein dritter Trochanter auf; er fehlt sonst stets dem Femur. Die Fibula hat an ihrem proximalen Ende einen dem Peronecranon der Monotremata vergleichbaren Fortsatz, der aber aus besonderem Knochenkern ossifiziert (Parafibula Banchi, I, S. 144). Bei kletternden Formen können Tibia und Fibula beweglich verbunden sein, wie bei keinem anderen Säugetier. Doch kann auch das distale Ende der Fibula mit der Tibia verschmelzen bei Choeropus und Hypsiprymnus (?),

bei denen Umformung und Reduktion der Zehen, wie sie bei Marsupialia in verschiedenem Grade statthat, besonders auffällig ist.

Vom Fuße stellte Huxley bereits 1880 fest, daß kein existierender Beutler einen unveränderten pentadaktylen Fuß besitzt. Ist der Hallux, der nur bei Notoryctes und Caenolestes einen Nagel trägt, überhaupt vorhanden, so erfährt er folgende Änderungen. Zunächst wird, ohne weitere Veränderung der Fußstruktur, der Hallux opponierbar, der Fuß damit ein Greiffuß wie bei den Didelphyidae. Bei den Phalangeridae tritt weitere Veränderung ein, indem die 4. Zehe sich verlängert und die 2. und 3. sich

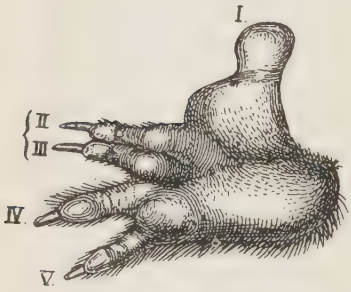


Fig. 21.

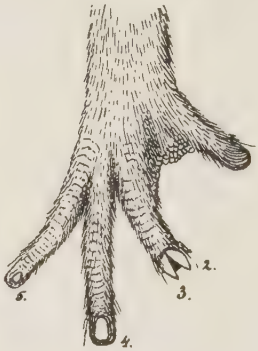


Fig. 22.

Fig. 23.

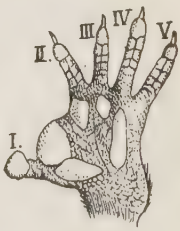


Fig. 24.

Fig. 21. Phalanger celebensis. Plantarfläche des Fußes. *I* Opponierbare große Zehe; *II, III* syndaktyle 2. und 3. Zehe. Nach O. Thomas.

Fig. 22. Rechter Fuß von Tarsipes rostratus. Syndaktylie und beginnende Reduktion des 2. und 3. Fingers, der Daumen ist opponierbar. Nach Dollo.

Fig. 23. Hypsiprymnodon moschatus. Nach O. Thomas. Plantarfläche des Fußes.

Fig. 24. Plantarfläche des Fußes von Didelphys lanigera. Nach Winge. Die Sohlen- und Zehenballen treten deutlich hervor.

verkürzen und durch gemeinsame Umhüllung durch die Hautdecke bis zur Nagelphalanx innig verbunden sind. Man nennt dies Syndaktylie, die bei allen Marsupialia auftritt mit Ausnahme der Didelphyidae, Dasyuridae und Caenolestidae, bei denen man demgegenüber also von Eleutherodaktylie sprechen kann. Syndaktylie ist nicht identisch mit der Erscheinung, von Boas Cathaerodaktylie genannt, daß die Kralle der 2. Zehe asymmetrisch, an der Unterseite schief abgeschnitten und mit hervortretendem medialen Rande versehen ist, was aber an der 3. Zehe weniger ausgeprägt ist. Diese „Putzzehe", in verschiedenem Grade der Ausbildung und Rückbildung allen Marsupialia — mit Ausnahme von Notoryctes — zukommend, soll der Stammform derselben eigen gewesen sein.

In dem auf die Syndaktylie folgenden dritten Schritt werden die Krallen in Nägel verändert (Tarsipedinae). Diese 3 Stadien sind nach Bensley 3 Stufen in der Vervollkommnung der arboricolen Lebensweise. Im Geiste

der von Huxley und Winge ausgesprochenen, namentlich aber von Dollo begründeten Auffassung, daß die heutigen Marsupialia von arboricolen Vorfahren abstammen, die terrestren unter ihnen dies also erst sekundär geworden sind, leitet er von unserer ersten Stufe die Dasyuridae ab, deren Fuß verlängert, subdigitigrad oder plantar geworden ist mit reduziertem oder verlorenem Hallux. Dagegen von unserer zweiten Stufe mit 2. und 3. verkürzten, syndaktylen Zehen die verschiedenen Fußformen, die plantigrad, digitigrad, penta-, tetra- oder funktionell monodaktyl sein können wie bei den übrigen Diprotodontia und bei den Peramelidae. Schließlich begegnen wir dem Fall, daß aus den terrestre gewordenen Macropodidae mit stark modifizierten Springfüßen das wiederum arboricol gewordene Geschlecht Dendrolagus hervorgeht.

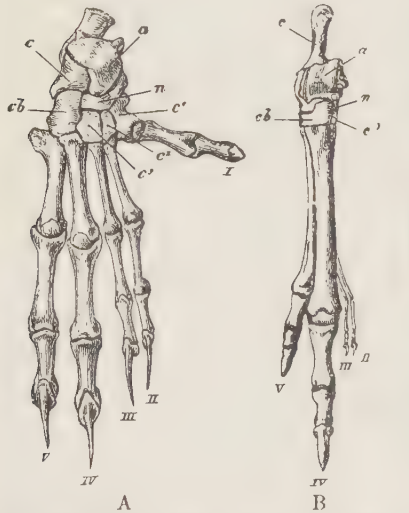


Fig. 25. Rechter Hinterfuß. A von Phalanger, B von Macropus. Nach Flower. *a* Talus; *c* Calcaneus; c^1—c^3 Ekto-, Meso-, Entocuneiforme; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *I*—*V* 1.—5. Zehe.

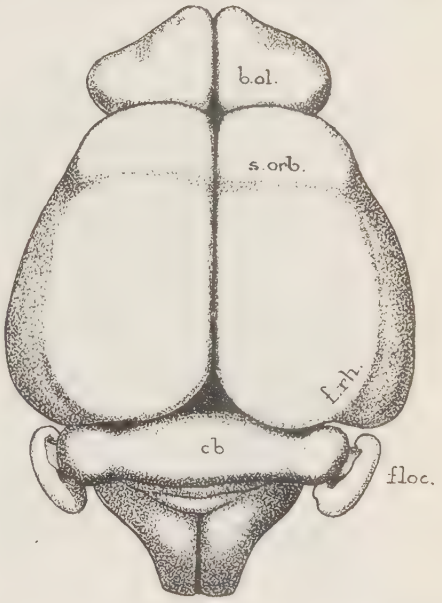


Fig. 26. Dorsalansicht des Gehirns von Caenolestes. *b. ol.* Bulbus olfactorius; *cb* Cerebellum; *floc* Flocculus; *f. rh.* Fissura rhinalis; *s. orb.* Sulcus orbitalis. Nach Herrick. × 5.

Zwei alleinstehende Genera habe ich aus obiger Betrachtung ausgeschlossen. Zunächst Notoryctes mit plantigradem, pentadaktylem, eleutherodaktylem Fuß, dessen Hallux nicht opponierbar ist, aber eine Klaue trägt. Es läßt sich aber bei diesem unterirdischen Gräber, der vielfach modifiziert ist, zur Zeit nicht ausmachen, wieviel am Fuße sekundärer Art ist. Das gerade Gegenteil scheint bei Caenolestes statt zu haben. Hier sei nur hervorgehoben, daß der Fuß weder syndaktyl ist, noch einen opponierbaren Hallux hat. Wie Lönnberg (1921) scheint er auch mir, ebenso wie die Hand, direkt von terrestren Vorfahren ableitbar, die also noch nicht ein arboricoles Stadium durchgemacht hatten. Man darf ja auch nicht vergessen, daß auch Huxley, Winge, Dollo, Bensley, als sie die Hypothese über den Ursprung der heutigen Marsupialia aus arboricolen Vorfahren aussprachen,

diese Lebensweise der letzteren als Anpassung, Spezialisation aus einem ursprünglichen terrestren Zustand heraus, ansahen.

Wie bei Manis und manchen Insectivoren sind die Nagelphalangen bei Peramelidae gespalten. Meist sind die Marsupialia plantigrad, seltener digitigrad; unguligrad ist nur Choeropus.

Das Gehirn, das bei den Polyprotodontia, mit Ausnahme von Thylacinus, am einfachsten gebaut ist, bleibt überhaupt auf einer sehr niedrigen Stufe stehen, so selbst, daß es nach Ziehen bei Perameles dem Anthropoidengehirn nicht ähnlicher ist als manchen Reptiliengehirnen. Seitdem haben wir durch Herrick und Jeannette Obenchain in dem Gehirn der Caenolestideneine noch niedrigere Form des Säugetiergehirns kennen gelernt (Fig. 26). Es ist bei diesem charakterisiert durch den außerordentlichen Umfang des Bulbus olfactorius und der Riechcentra. Die kleinen, flachen Großhirnhemisphären bestehen dorsal nur aus dem Neopallium mit Andeutung einer Fissura orbitalis und rhinalis. Sie reichen, indem sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung berühren, bis zum Vorderrand des äußerst einfachen Cerebellum. Im allgemeinen fällt bei den Polyprotodontia, gegenüber dem Mittelhirn, die geringe Ausbildung der Großhirnhemisphären auf. Sie bedecken nur teilweise die Vierhügel, indem die hinteren, medialen Ränder des Pallium plötzlich auseinander weichen. Bei Didelphyidae und Dasyuridae so sehr, daß die Vierhügel fast ganz frei liegen, insofern sie nicht vom Cerebellum bedeckt werden. Letzteres ist stets unbedeckt seitens der Großhirnhemisphären, die fast glatt sind. Konstant kommt vor die Fissura rhinalis lateralis als Grenzfurche zwischen Pallium und Rhinencephalon. Letzteres ist wenigstens mäßig makrosmatisch. Deutlich tritt auf der Medianfläche die Fissura hippocampi auf. Eine echte Fissura Sylvii wird aber nicht überall angetroffen, häufig an ihrer Statt nur eine Gefäßfurche. Bei den Diprotodontia kann sich eine Lateralfurche hinzugesellen. Von den Kommissuren ist die ventrale groß. An sie knüpft sich eine taxonomisch wichtige Besonderheit, indem Elliot Smith (1902) nachwies, daß das Gehirn der Diprotodontia von allen übrigen Säugetier-Gehirnen sich dadurch unterscheidet, daß die dorsale Portion der Commissura ventralis (anterior) als Fasciculus aberrans sich abspaltet und, statt des sonst gebräuchlichen Weges durch die Capsula externa, durch die Capsula interna zur Corona radiata zieht. Wie bei Polyprotodontia also fehlt auch bei Caenolestes dieses Bündel [Obenchain 1923].

Fig. 27. Frontalschnitt durch die Kommissuren und den dorsalen Teil des rechten Hippocampus von Perameles. Nach G. Elliot Smith.

Die Frage, ob den Marsupialia ein Corpus callosum zukomme, wird noch stets in verschiedenem Sinne beantwortet. Elliot Smith hat aber wohl überzeugend nachgewiesen, daß Owens Vermutung die richtige war, als er den Marsupialia ein Corpus callosum absprach (I, S. 163). Sie besitzen eine dorsale Kommissur, die ausschließlich Fasern aus den Rindengebieten bezieht, die bei Monodelphia den Fornix liefern. Gäbe es einen Balken, so müßte er am vorderen Ende der Commissura dorsalis, welche Fig. 27 auf dem Querschnitt zeigt, auftreten. Die Kommissur bezieht aber nur Fasern aus dem Hippocampus; eine kommissurale Verbindung des Pallium fehlt.

Das Auge hat in der Regel eine querovale Pupille. Durch ein Tapetum lucidum fibrosum wird es zu einem sogenannten leuchtenden. Abweichend

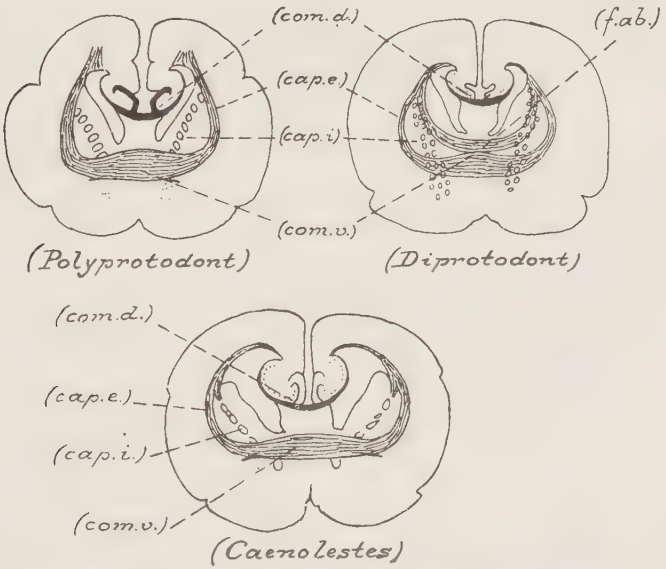


Fig. 28. Entsprechende Querschnitte durch das Gehirn eines polyprotodonten und diprotodonten Beuteltieres und von Caenolestes. Zur Demonstration des aberranten Bündels *f. ab.*, das nur bei Diprotodontia auftritt. *Cap. e.* Äußere, *Cap. i.* innere Kapsel; *com. d.* dorsale, *com. v.* ventrale Kommissur. Nach Jeannette Obenchain.

von anderen Säugetieren hat es buntgefärbte Öltropfen auf den Zapfen der Retina wie bei Vögeln und Reptilien (C. K. Hoffmann).

Vom Gehörorgan wurde oben der tympanale Teil behandelt. Es bietet aber weiterhin einige Anklänge an Monotremata, insofern als der Processus gracilis des Malleus sehr lang ist und der Stapes bei Perameles, den Dasyuridae und Caenolestes statt steigbügelförmig häufig die Form einer Columella hat, wenigstens in der Hälfte seiner Länge (I, S. 201, Fig.148). Die Cochlea ist aber wie bei Monodelphia spiralig eingerollt.

Entsprechend der bereits hervorgehobenen, meist starken Entwicklung des Rhinencephalon gehören die Marsupialia zu den makrosmatischen Tieren. Auch das periphere Geruchsorgan ist dementsprechend gut entwickelt. Konstant hat es 5 mediane Riechwülste, die 5 Endoturbinalia an-

gehören. Auch Ectoturbinalia kommen in verschiedener Zahl vor [Paulli]. In bezug auf die Form des Maxilloturbinale herrscht keinerlei Übereinstimmung. Einzig bei Phascolarctus ist es durch eine pneumatische Höhle aufgebläht, die sich als Sinus maxillaris in das Maxillare ausdehnt. Pneumatische Räume, die dem Sinus maxillaris und frontalis entsprechen, treten aber wiederholt auf. Das wenig stark entwickelte Jacobsonsche Organ mündet durchweg in den Nasengaumenkanal. Bei Polyprotodontia is der Nasenbodenknorpel und der sich daran anschließende Jacobsonsche Knorpel, der nach Broom eine schwache Andeutung des Turbinale von Echidna aufweist, ähnlich wie dort, von einfachem Bau. Es unterscheidet sich nach ihm durch Lage und Bau von dem der Diprotodontia. Neuerliche Untersuchung (1926) von Caenolestes lehrte ihn, daß bei diesem das Jacobsonsche Organ durchaus polyprotodonter Art ist.

Das Gebiß hat, wie kein zweites Organ, zu zahlreichen Untersuchungen angeregt und bis zum heutigen Tage Stoff zu Kontroversen geliefert. Zunächst richtet es sich im allgemeinen auffällig nach der sehr verschiedenen Lebensweise. Es kann dementsprechend bei carnivorer oder insectivorer Diät an das Gebiß der Carnivora und Insectivora erinnern. In diesem Falle beträgt die Zahl der Incisivi $\frac{5}{4}$ bei Didelphyidae, $\frac{5}{3}$ bei Peramelidae oder $\frac{4}{3}$ bei Dasyuridae[1]) oder in anderer Schreibweise $\frac{12345}{02345}$ bis $\frac{12340}{02340}$ Incisivi, die dann gleichzeitig Winges Deutung der Rückbildung gibt. Diese Gebißform, bei der die Canini groß sind, nannte Owen polyprotodont. Sie unterscheidet sich durch die hohe Zahl der I von dem Gebiß der Monodelphia, da dieses niemals mehr als $\frac{3}{3}$ I hat. Die Angabe nämlich, daß Sorex 4 obere I besäße, wird bestritten (Winge, Woodward). Die Frage, wie diese 5 bzw. 4 oberen I aufzufassen seien, wurde durch Winge dahin beantwortet, daß der hinterste 5. bzw. 4. I und damit also auch der 4. untere ein überzähliger Zahn sei und daß dies auch gilt für den 1. der 5 Incisivi der Didelphyidae. Dafür spräche, daß bei 5 oberen I der 2.—4., bei 4 oberen, der 1.—3. I den 3 ersteren unteren I gegenüber liege. Es läßt sich aber auch die Ansicht verteidigen, die O. Thomas bereits 1887 aussprach, daß die heutigen Marsupialia und Monodelphia von Vorfahren abstammen mit $\frac{5}{5}$ I. Wenn er dann aber weiter, abgesehen von den Didelphyidae, die hinteren verloren gehen läßt, bis auf die 3 vorderen bei den Phalangeriden und bei Phascolarctos, oder bis auf den einzigen von Phascolomys und diese 3 den 3 I der Monodelphia als serial homolog erklärt, scheint Winges Deutung die richtigere.

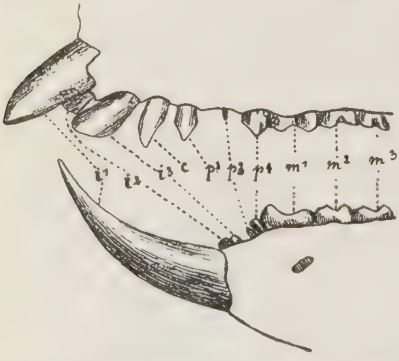


Fig. 29. Diprotodonte Bezahnung von Dactylopsila trivirgata. Nach O. Thomas.

Bei phytophagen und rhizophagen Marsupialia sind unten nur die mittleren I nicht nur gut erhalten, sondern auch lang, kräftig und meist nach vorn gerichtet. Es sind die einzigen funktionierenden, während die lateralen Incisivi ebenso wie der Caninus und die vorderen Prämolaren

1) Nur bei *Notoryctes* kann sie auf $\frac{3}{3}$ zurückgehen.

in verschiedenem Grade rückgebildet werden oder schwinden. Wegen dieser Prävalenz des jederseitigen mittleren I heißt dieses Gebiß diprotodont. Auch oben sind in diesem Falle meist nur die mittleren I gut ausgebildet, die übrigen und die Canini klein. Somit wird es bei dem von Honig und Pollen lebenden Tarsipes reduziert auf $\frac{12}{1.---45}\frac{1.345}{}$ Zähne, die noch der Mehrzahl nach stark rückgebildet sind. Ganz nagetierartig ist das Gebiß von Phascolomys, der oben und unten nur ein Paar I hat, die von persistenter Pulpa aus wachsen und Schmelz nur vorn und seitlich haben. Abgesehen von diesem durchaus spezialisierten Falle ist übrigens die Zahl der I oben und unten bei Beuteltieren niemals die gleiche.

Phascolomys hat auch wurzellose Backenzähne. Sonst sind diese, deren Zahl im bleibenden Gebiß meist $\frac{7}{7}$ beträgt, stets Wurzelzähne, die bei Diprotodontia vierhöckerig oder zweijochig sind mit stumpfen Tuberkeln und Leisten. Bei Macropodinae ist P_4 ein langgestreckter Zahn mit zusammengedrückter Schneide, der bei verschiedenen (Dorcopsis, Potoroinae) mit zahlreichen Riefen versehen ist. Bei den Polyprotodontia haben die Backenzähne meist scharfe Spitzen.

Fig. 30. Bettongia Lesueuri. Nach Zittel. Zur Demonstration der schneidenden, gerieften Krone von P.

Bezüglich der oben genannten $\frac{7}{7}$ Backenzähne wird aus dem nachfolgenden erhellen, daß es das richtige wäre, sie einfach numerisch zu benennen, also im vollständigen Gebiß 1—8; denn da der Zahnwechsel ein ganz unvollständiger ist, kann eigentlich nicht von P und M gesprochen werden und müßten jedenfalls die Molaren als M_5, M_6, M_7 (M_8) bezeichnet werden. Um aber den Zusammenhang mit der, namentlich auch in der Systematik gebräuchlichen Methode der Benennung nicht zu verlieren, werden wir die Verteilung in P und M beibehalten. Aber auch über deren Deutung gehen die Ansichten weit auseinander. Auf der einen Seite steht die Auffassung, daß es sich um 4 P und 3 M handele, also um eine seriale Homologie mit den Monodelphia. Auf der anderen Seite verteilt man sie, im Gegensatz zu den Monodelphia, nach ihrer verschiedenen Form: ein Unterschied, der aber nicht immer stichhaltig ist, in 3 P und 4 M, da im Gegensatz zu den meisten Monodelphia die 4 hintersten Backenzähne gleichartig molariform sind. Dabei wird dann gewöhnlich angenommen, daß die ursprüngliche Zahl der P ebenfalls 4 war, wie + Triconodon z. B. mit P_{1-4} M_{1-4} beweist, daß aber bei allen recenten Marsupialia wenigstens ein P verloren ging; nach O. Thomas war dies P_2. Bei dieser immerhin obwaltenden Unsicherheit kommt daher Bensley dazu, von einem vorderen, mittleren und hinteren P zu sprechen und diese diagnostische Bezeichnung einzuhalten, auch wenn es sich z. B. nur um einen „mittleren" und „hinteren" P handelt. Nur bei Myrmecobius wächst die Zahl der M bis auf $\frac{5}{5}$ und bei Bettongia zuweilen auf $\frac{5}{5}$, während Tarsipes die Mehrzahl seiner Backenzähne verliert. Bei der Beurteilung des Gebisses der Beutler kann man also zweckmäßig von der

Formel $I \frac{1.2.3.4.5}{1.2.3.4.5} C \frac{1}{1} P \frac{1.2.3.4}{1.2.3.4} M \frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}$ ausgehen. Dieses ursprünglich insectivoren-ähnliche Gebiß erfuhr mancherlei Reduktionen und sekundäre Änderungen, namentlich bei den Diprotodontia. Letztere besitzen noch zuweilen in jüngeren Stadien Anlage solcher Zähne, die bei Polyprotodontia persistieren, bei ihnen aber verloren gingen. Diese jetzige Gebißdifferenzierung der Beuteltiere ist eine relativ junge, spät erworbene [Leche]. Nach Dependorf hat daneben das Gebiß der Diprotodontia in anderer Hinsicht ältere Zustände bewahrt als das der Polyprotodontia. Bei letzteren äußert sich, wie oben bereits angedeutet, die Reduktion zunächst darin, daß einer der unteren I unterdrückt wird, wie bei den Didelphyidae; bei weiterer Unterdrückung entsteht der Zustand der Peramelidae und Dasyuridae, um schließlich im diprotodonten sein Ende zu finden.

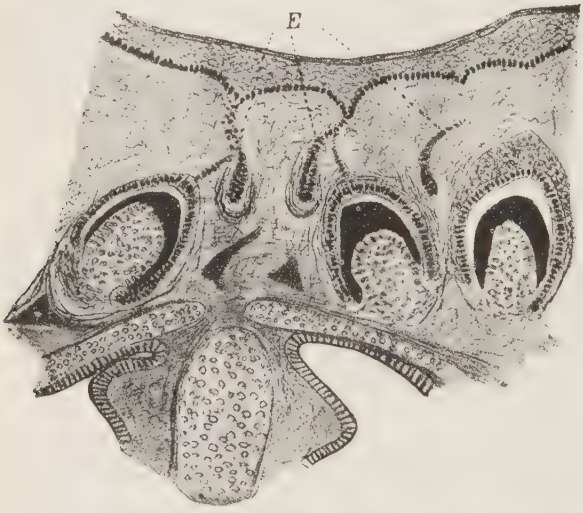


Fig. 31. Frontalschnitt durch den oberen Kieferrand eines Beuteljungen von Didelphys. Nach Kükenthal. Incisivi 1 und 2 mit Dentinkappe und Schmelzorgan, noch in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel und mit der Anlage des Schmelzorgans der Ersatzzähne.

Fußend namentlich auf Owen, Waterhouse und Flower nahm man früher an, daß die Beutler fast monophyodont seien, da nur der 3. Backenzahn, welcher P_4, nach anderen P_3 entspricht, gewechselt wird. Man verglich ihr bleibendes Gebiß mit der permanenten Dentition der Monodelphia; von einem Milchgebiß sei nur erst ein Zahn zur Entwicklung gekommen, welcher P_4 oder P_3 vorabging, woraus man weiter schloß, daß ein komplettes Milchgebiß ein Erwerb der Monodelphia sei.

Die Unhaltbarkeit dieser letzten Auffassung wies Kükenthal nach, da lingualwärts von dem funktionierenden Gebiß der Marsupialia eine Zahngeneration zur Anlage kommt, der eben der fragliche P_4 angehört. Ausdehnung dieses Befundes durch Röse, Leche, Woodward, Dependorf u. a. lehrte, daß das bleibende Gebiß der Marsupialia dem Milchgebiß der Monodelphia äquivalent ist, und daß von der permanenten (postlaktealen) Dentition derselben ausschließlich der letzte P zur Ausbildung kommt, während die übrigen Komponenten unterdrückt werden. Damit ist gesagt, daß die Ersatzzahnreihe in regressiver Entwicklung begriffen sei. Dafür würde die Angabe von Ameghino sprechen, daß die ältesten alttertiären Vertreter der + Sparassodonta (Prothylacinidae s. S. 81) noch C P_2 und P_3 (P_3 und P_4) wechselten, daß aber bei der obermiocänen + Borhyaena sich dies bereits auf C und P_3 (P_4) beschränkte. Die recenten Marsupialia wechseln

nur noch den letzten P und diese Stufenreihe der Reduktion endet mit Thylacinus, wo dieser Wechsel bereits embryonal statthat.

Nach Leche haben wir es dagegen mit Anfängen einer Ersatzdentition zu tun, die erst bei Monodelphia zur Blüte kommt. Für beide Ansichten lassen sich Gründe ins Feld führen. Auch die Tatsache, daß der jurassische + Triconodon serrula, ganz wie die Beuteltiere, nur den letzten P wechselt [O. Thomas], und damit der einzige bekannte mesozoische Säuger ist mit Zahnwechsel, läßt sich nach beiderlei Richtung verwerten. Ähnlich wie Dependorf möchte ich annehmen, daß die unvollkommene postlakteale Dentition der Marsupialia weder ein Anfang zu einer zukünftigen noch der Rest einer gewesenen Ersatzdentition ist, sondern eine primitive Dentition, ein Erbstück polyphyodonter, promammaler Ahnen, welche bei den Monodelphia das Material liefert für die Ersatz- (persistierende) Dentition, womit wir uns der Ansicht Leches nähern. Bei Marsupialia aber bringt es nur ein Zahn, der letzte P, zur vollen Ausbildung, der — da er eben bei einem Säugetier sich entwickelt — auch den Charakter eines Säugetierzahnes trägt. Diese sonderbare Erscheinung muß einen, nur den Beuteltieren gemeinsamen, Grund haben, der frühzeitig von Einfluß war. Dieses Gemeinsame sucht Leche im Vorkommen des Saugmundes, der extrauterin beim „Beuteljungen" entsteht, in Verbindung mit der eigentümlichen Brutpflege. Das Junge hängt an der Zitze, die — seine Mundhöhle ausfüllend — dadurch das Milchgebiß erst spät zur Entwicklung kommen läßt und Ausbildung des vorderen Teiles des Ersatzgebisses derart hemmt, daß es nur einen Zahn zur Ausbildung bringt. Dies war aber nur dadurch möglich, daß sein Vorgänger (Pd_4) vor allen anderen Zähnen durchbricht, entsprechend dieser schnellen Entwicklung klein bleibt und bald ausfallen muß. Das kann geschehen, ehe noch die anderen Zähne durchgebrochen sind (Thylacinus) oder aber spät, nach Durchbruch sämtlicher Zähne (Potorous). Den freien Platz benutzt sein Ersatzzahn (P_4). Übrigens hat dieser Ersatz eines Zahnes älterer Generation durch einen Zahn jüngerer Generation nur bei Polyprotodontia statt; bei Diprotodontia, nach Woodward und Dependorf, aber so, daß der Ersatzzahn zur selben Generation gehört als der Zahn, den er ersetzt. Pd_4 tritt somit an die Stelle von Pd_3, der ausfällt. Dies ist somit fast „horizontaler" Zahnwechsel, wie er bei Macropodidae auch für die hinteren Backenzähne statthat. Diese werden später gebildet, wandern aber nach vorn durch Absorption der Knochensubstanz der Alveolenwand, die sie von den vorderen trennt, welche sie darauf vertreten, während hinter ihrer Wurzel sich neuer Knochen bildet; ähnliches hat bei Elefanten und Sirenia statt.

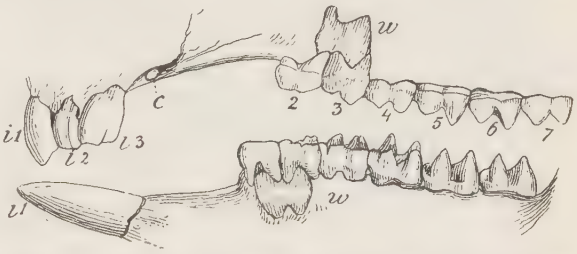


Fig. 32. Gebiß von Halmaturus ualabatus. Nach Tomes. Der Wechselzahn *w* ist bloßgelegt. Nach dem Durchbruch vertritt er die beiden einzigen Prämolaren (*2*, *3*).

Dieser Pseudozahnwechsel des Pd_3 bei Diprotodontia — dem aber Ch. Westling nicht das Wort redet — ist wichtig im Hinblick auf folgendes.

Hält man das Sauggeschäft der Marsupialia für die Ursache des ihnen eigentümlichen Zahnwechsels und schreibt man diesen auch + Triconodon in der Form zu, wie die Polyprotodontia ihn haben, so nimmt man an, daß dieser jurassische Säuger bereits eine Brutpflege übte wie die recenten Marsupialia, daß demnach seine Jungen einen Saugmund hatten, somit unvollkommen geboren wurden und nur kurze Zeit im Uterus verblieben. Bei dieser Spekulation berühren wir aber gleichzeitig die Frage nach der Placentation der Marsupialia, die uns später beschäftigen wird. Solche Frage läßt sich aber kaum ihrer Lösung näher bringen an den immerhin zweifelhaften Resten jurassischer Säugetiere.

Auf der anderen Seite darf aber nicht vergessen werden, daß es sich beim Zahnwechsel der Marsupialia stets um den letzten Antemolaren handelt. Dies ist wegen der späten Entwicklung der Molaren — infolge der späten Ausbildung des hinteren Stückes des Maxillare, wo später die Alveolen der Molaren Platz finden — ein wichtiger Zahn. Er ist der hinterste der Zahn-

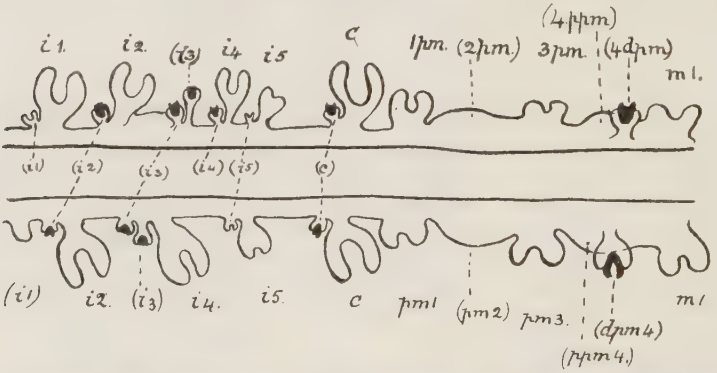


Fig. 33. Diagramm zur Demonstration der Beziehung der Zahnkeime zur Zahnleiste bei Dasyurus. Nach M. F. Woodward. Dasselbe reicht nur bis zum 1. Molar *m 1*; *Pmk* prälakteale Zähne. Von Zähnen, die nur angelegt werden, sind die Initialen eingeklammert. Die verkalkten Zahnanlagen sind schwarz angedeutet.

reihe beim jungen Tier, somit im Hinblick auf die Hebelbewegung der Kiefer und auf seine Lage in der Höhe des Mundwinkels für das Kaugeschäft am günstigsten gelegen und daher von großer funktioneller Bedeutung. Hieraus wird sein frühzeitiges Auftreten erklärlich, vielleicht auch seine komplizierte Form, die er bei + Abderitidae, + Plagiaulacidae, bei zahlreichen Phalangeridae, im Übermaß bei + Thylacoleo hat. Seine altertümliche Form mit seitlich komprimierter, schneidender Krone und zahlreichen Furchen hat er unter Phalangeridae gerade unter primitiveren Formen, wie Dorcopsis, Potoroinae und Hypsiprymnodontinae bewahrt. Es sei daran erinnert, daß wir später bei den Carnivora deren Reißzähne auf dasselbe topische und mechanische Prinzip zurückführen werden. Im Vorauseilen der Ausbildung des Pd_3 (Pd_4) vor den übrigen Zähnen liegt vielleicht der Grund für das Auftreten seines Nachfolgers. Vielleicht ist die Annahme gerechtfertigt, daß bei Marsupialia primitiva mit längeren Kiefern und dementsprechend reicherer Bezahnung der Nachfolger des Pd_4 aus einer zweiten Dentition hervorging, die nur erst reptilienzahnartig war und es im übrigen nur erst zur Anlage brachte. Bei den Diprotodontia konnte auch dieser

Nachfolger unterdrückt werden und kam erst Pd_3 zur Ausbildung, um später durch Pd_4 ersetzt zu werden.

Übrigens ist das letzte Wort über das Gebiß der Beutler, das sich so wesentlich unterscheidet von dem der Monodelphia, noch nicht gesprochen. Labialwärts vom bleibenden Gebiß tritt bei Beutlern noch die Anlage einer Zahngeneration auf, die demnach für uns prälakteal ist und der ersten (I) nach Leches Definition (Bd. I, S. 261) entspricht. Tims, Wilson und Hill, teilweise auch Winge und Woodward sehen hierin aber das unterdrückte Milchgebiß. Nach dieser Ansicht wäre das funktionierende Gebiß der Marsupialia der permanenten (postlaktealen) Dentition der Monodelphia gleich zu erachten und gleichzeitig anzunehmen, daß der hinfällige und der ihn ersetzende P_4 derselben Dentition angehören. Eine durchaus andere Deutung gab Bolk von Pera-

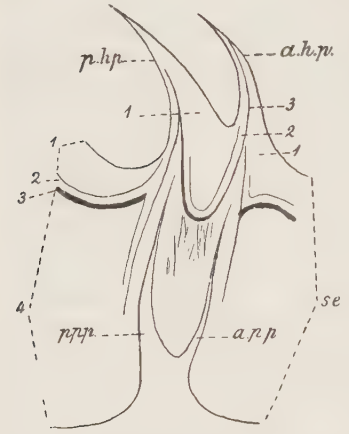


Fig. 34.

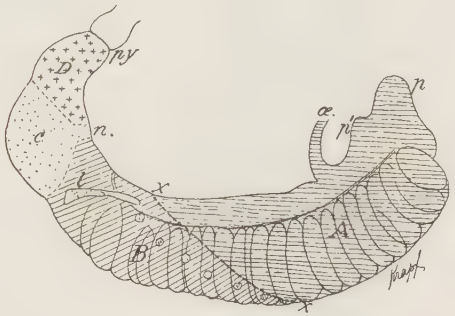


Fig. 35.

Fig. 34. Longitudinaler Vertikalschnitt durch eine Papilla coronata über dem Seitenorgan von Halmaturus ualabatus. Nach Poulton (aus Oppel). Epithel *se* besteht aus: *1* kernhaltige, wenig färbbare Zellen; *2* verhornt scheinende Zellen; *3* tief färbbare Zellen; *4* Rete Malpighi; *ahp* und *php* vordere und hintere haarähnliche Zellen; *app* und *ppp* vorderer und hinterer Papillarfortsatz.

Fig. 35. Magen von Dorcopsis luctuosa. *A* Schlundabteilung; *B* (schräg schraffiert) Cardiadrüsenregion; *C* Fundusdrüsenregion, reicht bis *n*; *D* Pylorusdrüsenregion; *oe* Ösophagus; *pp'* Blindtaschen; *xx* Grenzlinie zwischen *A* und *B*; *l* Lympheplatten; *py* Pylorus. Nach Schäfer und Williams (aus Oppel).

meles (1917). Es soll hier aus Komponenten zweier Dentitionen in dieser Weise sich zusammensetzen: $\frac{id_1\ I_2\ id_3\ I_4\ I_5\ cd\ P_1\ P_2\ pd_3\ P_4\ md_1\ md_2\ M_3}{I_1\ I_2\ id_3 \quad C\ P_1\ P_2\ pd_3\ P_4\ md_1\ md_2\ M_3}$. Hierin wird pd_3 gewechselt. Adloff (1918) ist dieser Deutung entgegengetreten.

Von der Eingangspforte des Darmkanals sei hervorgehoben, daß die Lippen stets fleischig sind. Bei den Diprotodontia ist die Wangenschleimhaut vom Mundwinkel bis zum Schlundeingang ausgestattet mit einer drüsenreichen, sammetähnlichen Zone dichtstehender Papillen, oben und unten durch eine Leiste begrenzt. Backentaschen, die von verschiedenen Beutlern beschrieben sind, sind groß bei Caenolestes und Chironectes. Die Gaumenleisten, die beim Beuteljungen, solange es noch an der Zitze hängt, vorn nur angedeutet sind, erfreuen sich guter, aber sehr verschiedenartiger Ausbildung und lassen sich nach Sonntag (1921) taxonomisch verwerten.

Bei der Mehrzahl der Marsupialia ist die Zunge in ihrem freien Teil dünn, nur bei Tarsipes ist sie lang vorstreckbar zum Lecken von Honig und zum Fang von Insekten aus Blumen. Die Papillae circumvallatae sind fast stets in Dreiecksform angeordnet [Poulton, Oppel]. Wenigstens eine von ihnen, und dann die unpaare hintere, ist in Abweichung von den übrigen Säugern nach oben spitz zulaufend. Auch Papillae foliatae kommen vor. Von Papillen mit mechanischer Funktion sind für die Marsupialia charakteristisch die Papillae coronatae [Poulton]: zusammengesetzte Papillae filiformes, die auf ihrer Spitze eine Krone von rückwärts gekrümmten sekundären Papillae filiformes tragen (Fig. 34). Sind letztere pinselartig angeordnet, so spricht Poulton von Papillae fasciculatae. Mit Lemuroidea (Prosimiae) und Primates teilen die Marsupialia den Besitz einer Unterzunge (I, S. 277).

Fig. 36. Beuteljunges von Hypsiprymnus cuniculus kurz nach der Geburt, zur Demonstration des Saugmundes und der überwiegenden Entwicklung der vorderen Extremitäten. Nach Selenka.

Bei carnivoren und insectivoren Beutlern ist der Magen einfach; lang und kolonartig sakkuliert ist er bei den herbivoren Macropodidae (Fig. 35). Stets zeigt er eine

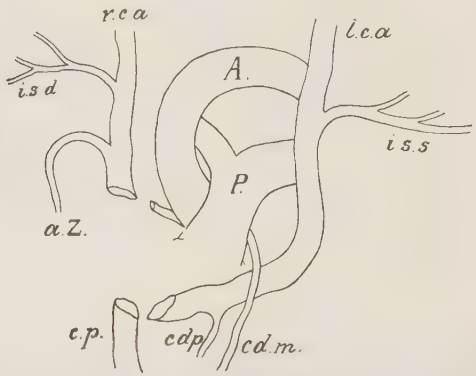


Fig. 37. Verhalten der Venen, die sich in den rechten Busen öffnen; von Thylacinus cynocephalus. Nach Cunningham. *A* Aorta; *P* Arteria pulmonalis; *aZ* Vena azygos major; *cdm* V. cardiaca magna; *cdp* V. cardiaca posterior; *cp* V. cava posterior; *isd* und *iss* rechte und linke V. intercostalis superior; *rca* und *lca* rechte und linke V. cava anterior.

ausgebildete Fundusdrüsen- und Pylorusdrüsenregion; die Cardiadrüsenregion zeigt außerordentliche Schwankungen und ist nur bei Känguruhs ausgedehnt [Oppel]. Phascolarctos und Phascolomys haben in der Nähe der Cardia eine große Drüse an der kleinen Kurvatur. Vom Darmkanal wurde in Bd. I auf S. 298 berichtet, daß er bei australischen Polyprotodontia insofern einen primitiven Zustand bewahrt habe, als er an einem einfachen, dorsalen Mesenterium aufgehängt ist. Bei den übrigen tritt Rotation desselben ein mit Ausbildung des Ligamentum cavo-duodenale. Entsprechend der meist herbivoren Diät der Diprotodontia ist der Darm lang, namentlich der Dickdarm, der selbst länger als der Dünndarm werden kann. Bei den carnivoren und insectivoren Polyprotodontia herrscht das umgekehrte Verhältnis. Ein Coecum fehlt dem langen Darmkanale nur bei Dasyuridae und Tarsipes; klein ist es bei Didelphyidae. Bei verschiedenen,

z. B. Macropus und Petaurus, besteht insofern noch Duplizität des Coecum, als eins bis auf eine Andeutung unterdrückt ist. Die viellappige Leber hat eine Gallenblase.

Die intranariale, retrovelare Lage des Larynx, wenigstens der Epiglottis, die allmählich als allgemeinster Zustand der Mammalia erkannt wurde und die im Exzeß bei Cetaceen während des ganzen Lebens angetroffen wird, ist nicht minder auffällig bei Marsupialia, solange sie im Beutel der Zitze anhängen (Bd. I, Fig. 216, S. 286). Gleich nach der Geburt nimmt das Junge die Zitze in den weiten Mund. Dessen Ränder — somit Epithel mit Epithel — verwachsen alsdann bis auf eine kleine rundliche Öffnung zum Durchtritt der Zitze (Fig. 36). Letztere zieht sich bedeutend in die Länge, ihr Ende schwillt an, legt sich in eine rinnenförmige Vertiefung der Zunge und formt sich genau nach der Mundhöhle, so daß das hilflose Junge, ohne Kraft auszuüben, daran hängen bleibt (Fig. 16). Später erst, wenn es kräftiger geworden, öffnet sich dieser „Saugmund" wieder und erlaubt zeitweiliges Verlassen der Zitze. Mit der Zitze im Munde atmet es somit ausschließlich durch die Nase, während ihm die Milch eingespritzt wird, die jederseits des Larynx in den Ösophagus fließt. Diese frühe Lungenatmung, während die Entwicklung des Körpers noch dem frühen Embryonalstadium eines Monodelphen entspricht, äußert sich denn auch in der Lunge in einer geringen Anzahl eigentümlicher, geräumiger Luftkammern [Selenka]. Erst später erlangt die Lunge den gewöhnlichen Bau und ist alsdann nur selten links ungelappt, gewöhnlich aber in 2 Lappen geteilt, rechts meist in 3. Über die Cartilago thyreoidea wurde bereits früher beim Larynx (I, S. 305) ausführlich berichtet.

Vom Blutgefäßsystem sei hervorgehoben, daß, mit Ausnahme von Acrobates, eine rechte und linke Vena cava anterior in den rechten Busen mündet, wobei die linke ihren embryonalen Lauf beibehält (Fig. 37).

Nach Messungen von Sutherland und A. ist die Blutwärme im allgemeinen niedriger und weniger konstant als bei Monodelphia, da sie zwischen 34° und reichlich 36° liegt, aber mit der Außentemperatur erheblicher als bei Monodelphia fällt und steigt; letzteres in der Sonnenwärme bis auf 37,9°.

Entsprechend der vorzeitigen Geburt funktionieren nach derselben anfänglich noch die Urnieren. Bald aber treten die bleibenden Nieren in Tätigkeit. Sie sind einfach von Bau, haben eine einzige Nierenwarze, deutliche Scheidung in Rinden- und Marksubstanz, hier und da Andeutung von Pyramiden. Ihre Ureteren münden, wie bei Monodelphia, in die Blase (endocystisch). Früher (Bd. I, S. 382) wurde ihr Verlauf, der von dem bei den Monodelphen durchaus abweicht, ausführlich besprochen.

Der meist umfangreiche, in Ruhe geknickte Penis liegt in einer Penistasche, die mehr oder weniger von der Afteröffnung getrennt ist, obwohl noch ein gemeinschaftlicher Sphincter cloacae beide Öffnungen umfassen kann. Erigiert ragt der Penis aus dieser Tasche hervor mit einem verschieden gestalteten terminalen Ende, das häufig eine Spaltung aufweist. Diese kann ganz fehlen, sich auf die äußerste Spitze beschränken oder tief einschneiden, so daß auch der Sinus urogenitalis gespalten wird und sich auf jede Penishälfte als Rinne fortsetzt. Er wird durch einen vom Sacrum entspringenden Musculus retractor penis in seine Scheide zurückgezogen. Ein als paariger Musculus levator penis beschriebener Muskel soll nach v. d. Broek die Krümmung des Penis ausgleichen. Die beiden Schwellkörper werden in gewohnter Weise vom Musc. bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus umhüllt. Die Angabe, daß allgemein die beiden Schenkel des Corpus cavernosum penis

nicht vom Becken entspringen, sondern nur ligamentös und durch die Musculi ischio-cavernosi mit dem Ischium verbunden sein sollten, hat sich für verschiedene Beutler (Didelphyidae, Thylacinus, Phascologale, Myrmecobius) als unrichtig herausgestellt, da sich ihre Umhüllung (Albuginea) in das Periost der Beckenknochen fortsetzt (I, Fig. 273 II, S. 358).

Die Hoden liegen in einem Scrotum, das vor dem Penis liegt; meist gestielt ist oder sitzend, letzteres zuweilen so sehr, daß es, wie bei Phascolomys, nur als 2 Erhabenheiten, den Testikeln entsprechend, erscheint; nur bei Notoryctes fehlt es, die Lage der Hoden bleibt aber die gleiche. Ein Zurücktreten der Hoden in die Bauchhöhle ist ausgeschlossen wegen der Engheit des Processus vaginalis, wo er die Leistenöffnung passiert. Die Vasa deferentia, denen Glandulae vasis deferentis und Ampullen fehlen, treten zusammen mit dem Musculus cremaster, dessen Fasern vom Musc. transversus abdominis stammen, durch den weiten Inguinalkanal, beugen sich darauf aber nicht über die Ureteren (I, Fig. 297, S. 382), sondern münden auswärts von diesen in die Pars pelvica (prostatica, s. diese) urethrae. Auch fehlen, mit Ausnahme von Phascolarctus, Reste der Müllerschen Gänge in Form einer Vagina masculina.

Die Pars pelvica urethrae hat meist eine mehr oder weniger spindelförmige Gestalt infolge von reichlicher Entwicklung von verzweigten, ringsum ausmündenden Urethraldrüsen, welche eine geschlossene Drüsenschicht bilden, die sich von der Harnblase bis in die Nähe der Cowperschen Drüsen erstrecken kann. Sie wird überdeckt von einer dünnen glatten Muskelschicht. Somit fehlt eine Prostata im eigentlichen Sinne, obwohl sie wiederholt genannt wird. Wohl aber lassen sich zuweilen, z. B. bei Macropus [v. d. Broek], Prostata-Drüsenschläuche von den Urethraldrüsen unterscheiden. Nur bei Perameles sammeln sich die Drüsen, namentlich an der Ventralseite der Urethra, und lassen eine distale Strecke derselben frei, woselbst ein quergestreifter Musculus urethralis auftritt. Die Cowperschen Drüsen treten wohl stets in 3 Paaren auf; sie können z. B. bei Caenolestes enorme Ausbildung erreichen. Sie werden von quergestreiften Muskeln umhüllt, die sich vom Musc. sphincter cloacae herleiten.

Sehr primitiv ist der weibliche Geschlechtsapparat gebaut. Die Müllerschen Gänge bleiben im einfachsten Falle durchaus getrennt bestehen, so daß 2 getrennte Vaginae in den Canalis urogenitalis ausmünden. Diese Ausmündungen verwachsen ausnahmsweise der Länge nach. Im übrigen verlaufen die Vaginae henkelförmig gebogen nach vorn. Bei der Mehrzahl der Arten verschmelzen sie in der Medianlinie in einer gewissen Ausdehnung. An dieser Stelle kann ein Blindsack entstehen, dessen ursprüngliche, noch durch ein Septum sich äußernde Duplizität bei anderen Formen verloren geht. Solch demnach einfach gewordener Blindsack kann sich zylindrisch verlängern bis zum Urogenitalkanal und im Augenblicke der Geburt in diesen durchbrechen, ein Zustand, der weiterhin zu einem bleibenden wird. So entsteht ganz sekundär eine sogenannte dritte oder mediane Vagina (I, Fig. 266, 267, S. 348), durch v. d. Broek Sinus vaginalis genannt, durch welchen also das Junge geboren wird. Dort, wo das anale Ende der medianen Vagina in weitem Abstand liegt, vom Sinus urogenitalis, kann die Geburt nicht auf diesem Wege erfolgen. Da hier, auch nach der ersten Geburt, keine Kommunikation zwischen beiden entstand, nahm man an, daß die Jungen durch die lateralen Vaginae geboren würden. Hill wies aber zuerst bei Perameles einen „pseudo-vaginalen" Geburtsweg nach, der zeitweilig

durch Ruptur der medialen Vagina und des Sinus urogenitalis sowie des zwischen ihnen gelegenen Gewebes während der Geburt entsteht, danach aber wieder schwindet. Dieser merkwürdige Hergang ist seitdem für verschiedene Diprotodontia (Trichosurus, Phascolarctus) und Polyprotodontia (Dasyurus, verschiedene Didelphyidae) nachgewiesen, so daß Hill und Fraser (1925) zum Schlusse kommen, daß der „mediane" Geburtsweg in einem der beiden Modi, mit Umgehung der lateralen Vaginae, wahrscheinlich der für Marsupialia geltende ist. In die beiden lateralen Vaginae resp. in den von ihnen sich herleitenden Blindsack münden die beiden Uteri ein, welche in geschlängelte Ovidukte übergehen, deren Ostium abdominale einen reichen Kranz von Fimbrien hat. Die Ovarien, von sehr verschiedener Größe, sind bald glatt, bald traubig, je nach dem Reifezustand der Follikel. Eine Kloake, die beim Männchen höchstens noch in Rudimenten auftritt, kommt dem Weibchen zwar noch zu, jedoch nur noch als untiefe Kloake, die selbst ganz verschwinden kann, namentlich bei den Arten, deren Vaginae einen bedeutenderen Blindsack bilden. Ein Musculus sphincter umschließt die Kloake und die seitlich gelegenen Analdrüsen und hat keine Befestigung am Becken. Aus der vielfach prominierenden Kloake ragt häufig die Clitoris hervor. Im allgemeinen ist sie bei den Arten, deren Penis gespalten ist, ebenfalls verschieden tief gespalten. Nach v. d. Broek fällt dieser Zustand auch zusammen mit dem kaudalen Getrenntbleiben der Vaginae, während einer einheitlichen Vagina auch eine ungeteilte Clitoris entspricht.

Gegenüber der früheren Auffassung, die ihren Widerhall findet in dem diagnostischen Namen Aplacentalia, wissen wir jetzt, daß es unter den Beuteltieren einzelne echte Placentalia gibt. In Bd. I auf S. 393 wurde über die Eihäute des Fötus berichtet und festgestellt, daß nach Hill bei Perameles eine allantogene, bei Dasyurus eine omphalogene Placenta vorkommt. Erstere, auch nach dem neuesten Untersucher Flynn, in solcher Übereinstimmung mit der Allantoplacenta der Monodelphia, daß sie nicht unabhängig entstanden sein kann, als Beispiel von Homoplasie oder konvergenter Entwicklung. Beide Placentae sind nach Hill adeciduat, und selbst der größte Teil der fötalen Eihäute bleibt im Uterus, um dort resorbiert zu werden. Im übrigen ist aber die große Mehrzahl der Marsupialia, soweit wir wissen, aplacental, was wohl am ehesten als Stillstand in der Fortentwicklung der Anlage zur Ausbildung einer Placenta zu deuten ist. Auf S. 399, Bd. I wurden diese Tatsachen ausführlich beleuchtet, auch hinsichtlich der daraus zu ziehenden genealogischen Schlüsse. Diese leiteten dort dazu, die Marsupialia von placentalen Vorfahren („Proplacentalia") abzuleiten; das meist auftretende Unterbleiben der Ausbildung einer Placentation aber in ursächliche Verbindung zu bringen mit dem Erwerb der Brutpflege (vgl. Bd. I, S. 39, 46). Im allgemeinen begnügen sich also die Marsupialia mit dem großen intrauterinen Dottersack, dessen zahlreiche Gefäße imstande sind, Sekrete der Drüsen der Uteruswand (Uterinmilch) aufzunehmen und damit für die Ernährung des Fötus zu sorgen. Jedenfalls wird das Junge so früh geboren — beim Riesenkänguruh 39 Tage nach der Befruchtung, bei Didelphys marsupialis $7^5/_6$ Tage nach der Furchung des Eies [Selenka] —, daß es noch ganz unvollkommen ist. Die Sinnesorgane sind noch nicht ausgebildet, die Cochlea z. B. ist noch nicht spiralig gewunden, sondern nur erst leicht gekrümmt [Broom]. Es hat noch eine tiefe Kloake, einen undurchbohrten Penis, eine funktionierende Urniere. Wohl aber ist es eingerichtet für seine weitere

Tabellarische Übersicht über die Familien der recenten Marsupialia:

$I\frac{5-3}{4-3}$. Unterer innerer I nicht vergrößert, M meist tri- bis quadrituberkulär; meist kreophag. **I. Polyprotodontia.**	II. und III. Zehe fast so stark wie die IV., nicht syndaktyl, Clavicula vorhanden, Jochbogen stark, Beutel, wenn vorhanden, nach vorn, unten oder hinten gerichtet.	$I\frac{5}{4}$. Hallux groß, opponierbar. Zitzen asymmetrisch 5—25, Beutel nur ausnahmsweise entwickelt. Coecum klein.	*Didelphyidae I*
		$I\frac{5}{2}$, $\frac{4}{3}$ ausnahmsweise $\frac{3}{3}$. Hallux und dessen Opponierbarkeit reduziert. (2) 4—10 Zitzen. Beutel vorhanden, selten rudimentär. Coecum fehlt meist.	*Dasyuridae II*
	II. und III. Zehe reduziert, syndaktyl, Hallux rudimentär, Clavicula rudimentär oder fehlend, Jochbogen schwach, Marsupium nach hinten geöffnet, Coecum vorhanden.	.....	*Peramelidae III*
$I\frac{4}{3}$. Unterer innerer I vergrößert, nach vorn gerichtet; M quadratisch, bunodontoid; kreophag, primär terrestrisch. **II. Caenolestoidea.**	II. und III. Zehe nicht reduziert, nicht syndaktyl, Hallux nicht opponierbar. 1 Paar Zitzen, Beutel fehlt. Coecum klein.	.....	*Caenolestidae IV*
$I\frac{3-1}{1}$. Unterer innerer I vergrößert, nach vorn gerichtet, die übrigen unteren I geschwunden. II. und III. Zehe syndaktyl, M meist niedrig, quadrituberkulär, oder stumpf querjochig, selten noch mit schärferen triangulären Tuberkeln, Coecum vorhanden (exkl. Tarsipes), Beutel groß, nach vorn geöffnet, meist phytophag. **III. Diprotodontia.**	Processus tympanicus des Alisphenoid klein, deckt Cavum tympani nicht und erreicht Processus paroccipitalis nicht, Schwanz rudimentär, Hallux opponierbar. Obere I^1 sehr groß, I^2 und I^3 rückgebildet oder fehlend, nur $\frac{5}{5}$ Backenzähne, Magen mit Kardialdrüse; 2 Zitzen.	.....	*Phascolarctidae V*
	Processus tympanicus des Alisphenoid groß, deckt Cavum tympani und erreicht Proc. paroccipitalis, Schwanz lang, zuweilen Greifschwanz, Hallux groß, klein oder fehlend. $I\frac{3}{1}$ P + $M\frac{7}{7}$ oder $\frac{6}{6}$, Magen einfach oder I sakkuliert. Meist 4 Zitzen.	Hallux groß, opponierbar. Extremitäten gleich lang. Schwanz höchstens an der Spitze nackt. Zwischen I und P_4 ein oder mehrere P; P_4 liegt in der Reihe. Laufend oder kletternd. *Phalangerinae VIa.*	*Phalangeridae VI*
		Hallux groß, opponierbar. Extremitäten gleich lang. Schwanz beschuppt, scheinbar nackt. $P_{1.\ 3.\ 4}$; P_4 schräg nach innen gekehrt, gerieft; IV. Zehe kaum länger als die V. *Hypsiprymnodontinae VIb.*	
		Hallux fehlt, hintere Extremitäten länger als die vorderen; IV. Zehe weit stärker als die V. Schwanz dicht behaart. Zwischen I und P_4 keine Zähne. Hüpfend. *Macropodinae VIc.*	

Ausbildung, während es an der Zitze hängt, was nach Hartman (1923) bei Didelphys nicht kürzer als 65 Tage dauert. Hier durchläuft es eine Art Larvenstadium mit provisorischen Organen, somit Larvenorganen [Selenka, Leche]. Oben wurden in dieser Beziehung bereits der Saugmund, der Larynx, der weit in den Nasenraum hineinragt, die Luftkammern der Lungen genannt. Auch ist zu erwähnen die starke Entwicklung der Vorderextremitäten mit auffallend großen Krallen (Fig. 36), um sich am Haare der Mutter festzuhalten, während die hinteren nur erst kleine Stummel sind.

Diagnose. Marsupialia sind unguiculate, heterodonte Vivipara, mit nur einem funktionierenden Gebiß, vermutlich das bleibende Milchgebiß, in welchem nur P_4 (P_3) gewechselt wird; typisch besteht es aus 3 P und 4 M. Zahl der Incisivi oben und unten fast stets ungleich, sie kann oben bis auf 5 steigen. Backenzähne mit höchstens 3, zuweilen schneidenden Praemolares und 4 Molares mit spitzen oder stumpfen Höckern, die sich selten zu Querleisten verbinden. Selbständige Foramina optica fehlen. Die Carotis interna geht als Regel durch das Basisphenoid. Tympanicum mehr oder weniger ringförmig; an der Bildung des Cavum tympani beteiligt sich stets das Alisphenoid. Das rückwärtige Ende des Jugale beteiligt sich an der Gelenkfläche für den Unterkiefer; dessen Processus angularis groß, nach innen gebogen. Knöcherner Gaumen mit Lücken. Clavicula fehlt nur bei Peramelidae. Das erwachsene Coracoid ist eine Apophyse der Scapula. Dem Schambein sitzen 2 Beutelknochen auf. Großhirnhemisphären arm an oder ohne Furchen, mit großer ventraler und dorsaler Kommissur, ein Corpus callosum fehlt. Zentrales und peripheres Geruchsorgan makrosmatisch. Retinazellen mit gefärbten Ölkugeln. Vagina und Uterus doppelt. Descensus testiculorum hat statt. Scrotum präpenial. Die Vasa deferentia beugen sich nicht über die Ureteren, um zum Sinus urogenitalis zu gelangen, sondern liegen nach außen von diesen. Die Ureteren münden in die Blase. Kloake reduziert. Meist ohne Placenta, in der Minderzahl mit allantogener oder omphalogener adeciduater Placenta. Die Jungen werden unvollkommen geboren mit Larvenorganen, die sie befähigen, anfänglich den Zitzen anzuhängen, meist durch Beutelfalten oder einen vollständigen Beutel (Marsupium) geschützt.

Geographische Verbreitung. Gegenüber der unten näher zu skizzierenden (S. 90) universalen Verbreitung der Marsupialia in der Vorzeit, fällt deren heutige Beschränkung doppelt auf. Die Didelphyidae finden sich nur in Süd-Amerika, von wo sich nur einzelne Arten nördlicher ausdehnen; so Didelphys marsupialis L. bis über die Vereinigten Staaten. Die erst vor kurzem näher bekannt gewordenen recenten Vertreter (Caenolestes und Orolestes) der + Epanorthidae beschränken sich auf die Andes von Venezuela bis Bolivia. Die echten Diprotodonten und von Polyprotodonten die Familie der Dasyuridae, Peramelidae und Notoryctidae sind ihrer großen Masse nach in Australien verbreitet, zahlreich auch in Tasmanien. Sparsamer werden sie schon in Neu-Guinea. Von hier senden sie einen vereinzelten

Vertreter bis Neu-Britannien und nehmen westlich über die Inseln Aru, Kei, Waigeu, Misol schnell ab, so daß sie mit Arten von Phalanger, als westlichstem Genus, nur noch die Inseln Talaut, Sangir, Celebes, Saleyer und Timor erreichen. Über die Frage nach der Herkunft der australischen Marsupialia enthält der Abschnitt über die geographische Verbreitung der Säugetiere auf S. 13 einzelne Bemerkungen. Desgleichen kommt sie bei Besprechung der Vorgeschichte der Marsupialia abermals zur Erörterung.

Taxonomie.

Zur Erleichterung der Übersicht über die reichlich 230 recenten Arten sind verschiedene Gruppierungen vorgeschlagen. Die ursprüngliche Zweiteilung von R. Owen in Poly- und Diprotodontia läßt sich nach Entdeckung der Caenolestidae nicht mehr aufrecht erhalten. Mit Zugrundelegung der älteren Arbeiten von Owen und Waterhouse und der ausgezeichneten neuen von O. Thomas, H. Winge, Bensley u. a. kommen wir zu einer Verteilung in drei Unterordnungen mit verschiedenen Familien, von denen unsere nebenstehende Tabelle ein flüchtiges Bild geben kann. Hierbei sei aber nicht vergessen, daß sowohl mit polyprotodontem wie auch mit diprotodontem Gebiß Syndaktylie sich vereinigen kann. Bensley geht daher bei der Taxonomie der australischen Beutler nicht vom Gebiß, sondern von der Fußstruktur aus und verteilt sie in *Diadactyla* (= Dasyuridae) und *Syndactyla*, die weiter in die polyprotodonten Peramelidae und Notoryctidae und in die diprotodonten Phalangeridae, + Diprotodontidae, Phascolomyidae und Macropodidae zerlegt werden.

Mitteilungen über fossile Formen finden sich am Ende dieses systematischen Teiles. Für die Kenntnis der Arten sei namentlich auf O. Thomas, Catalogue of Marsupialia and Monotremata 1888 und auf Lydekker in Allens Naturalists Library 1894 verwiesen.

I. Unterordnung Polyprotodontia.

Arboricol oder terrestrisch; insectivor, carnivor, selten omnivor. I $\frac{5}{4}$ oder $\frac{4}{3}$ ausnahmsweise $\frac{3}{3}$. Die ursprünglich trituberkulären M werden secodont, in Peramelidae quadratisch, bunodont. Mediane untere I nicht verlängert. Zehe II und III meist nicht reduziert und meist nicht syndaktyl. Dorsale Portion der ventralen Gehirncommissur ohne Fasciculus aberrans. Hyoid ohne ligamentöse Verbindung mit dem Schädel. Darmkanal kurz, mit oder ohne Coecum; Magen einfach, ohne speziale Drüse. Oberlippen niemals gespalten; Zunge mit großer Sublingua. Selten 4, ausnahmsweise 2, meist weit mehr Zitzen, Beutel vorhanden oder fehlend. Amerikanisch und australisch.

1. Familie: DIDELPHYIDAE. Diese ausschließlich amerikanischen insectivoren oder omnivoren Beutler sind unter den recenten die ursprünglichsten. Dies kennzeichnet die Zahl 5 der oberen I, die höchste, die bekannt ist. Die oberen trituberkulären M haben aber bereits Veränderung erfahren, insofern die äußere mittlere Spitze nicht mehr die höchste ist, wie im ursprünglichen Zahn, z. B. von Phascologale. Ferner hat der Stapes die Form eines Steigbügels, während er bei australischen Marsupialia vielfach noch säulenförmig ist. Die Hautbedeckung des Schwanzes, der meist ein Greifschwanz ist, nur bei Peramys Less. (Hemiurus Gerv.) ist er kurz, zeigt primitive Verhältnisse durch die eckigen Schuppen, hinter

denen Dreihaargruppen stehen. Die Gliedmaßen sind fast gleich lang, plantigrad, pentadaktyl, mit getrennten, quergestreiften Sohlenballen (Fig. 24), Zehen gespreizt, der Hallux lang, opponierbar, nagellos. Selten ist der Beutel vollständig, meist besteht er nur aus zwei Falten oder fehlt ganz; die Zitzen, deren Zahl asymmetrisch ist durch Auftreten von 1—5 median gelegenen und bis auf 27 steigen kann, liegen alsdann offen zutage. Die Zahl der Jungen ist erheblich. Der Magen ist einfach, ein Coecum vorhanden. Gebiß $I\frac{5}{4}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{4}{4}$.

An der Wurzel steht Marmosa Gray (Grymaeomys Burm.) mit über 30 arboricolen, insectivoren Arten von Mäusegröße, die von Mexiko über tropisch Süd-Amerika verbreitet sind. Der Beutel fehlt, die Zitzenzahl liegt zwischen 7—19. An diese ursprüngliche Form schließt sich nach der einen Seite Caluromys Allen (Philander Briss.) an mit Beutelfalten und nur 5—7 Zitzen, nach der anderen Seite Metachirus Burm. mit einem Beutel, der unvollständig bis gut entwickelt ist und 7—9 Zitzen umfaßt. Hier werden die Backenzähne kräftiger, in den oberen verschwinden die äußeren Spitzen und der hintere Tuberkel entwickelt eine Schneide, wird mehr sekodont, entsprechend der Umänderung der insectivoren Diät in eine omnivore und carnivore. Damit wird die Lebensweise allmählich eine mehr terrestrische wie bei Didelphys L. mit der bekanntesten Art *D. marsupialis* L., die in verschiedenen lokalen Unterarten über tropisch Süd-Amerika verbreitet ist, während *D. virginiana* Kerr., das Opossum, in den Vereinigten Staaten von Texas bis New York vorkommt; der Beutel ist hier gut ausgebildet mit 5—13 Zitzen. Davon unterscheidet sich der im Wasser lebende, von Fischen sich nährende Chironectes Illig. *Ch. minimus* Zimm. aus Zentral- und Tropisch-Amerika durch Schwimmhäute zwischen den Zehen. Abseits steht die tropisch-amerikanische Peramys Lesson (Hemiurus Gerv.) durch kurzen behaarten Schwanz, der kein Greifschwanz ist entsprechend der durchaus terrestrischen Lebensweise, trotzdem weicht sie ferner ab durch beginnende Syndaktylie der II. und III. Zehe mit entsprechender Verlängerung der IV.

2. Familie: Dasyuridae. Repräsentieren die Insectivora und Carnivora in Australien und im östlichen Teil des indo-australischen Gebietes. Sie enthalten noch ursprüngliche Formen, die den Didelphyidae nahe stehen, sich aber unterscheiden durch kleinen bis fehlenden Hallux und nicht prähensilen Schwanz; doch gibt es noch unter Phascologale und Dasyurus kletternde Arten. Syndaktylie fehlt noch; Gebiß $I\frac{4}{3}$, $\frac{3}{3}$, polyprotodont, trituberkulär, tuberculosectorial bis secodont, oder durch Reduktion verändert (s. unten), Colon fehlt; Stapes griffelförmig; Beutel verschiedenartig, Zitzen (2) 4—10. Die meisten sind terrestrisch geworden mit insectivorer oder omnivorer Diät, ausnahmsweise sarcophag oder phytophag. Sie verteilen sich naturgemäß in vier Unterfamilien, die aber nur an ihrer Wurzel zusammenhängen, nicht aus einander hervorgegangen sind.

1. Unterfamilie **Dasyurinae** umfassen ursprünglich kleine insectivore Arten, aus denen größere carnivore hervorgingen. Das Gebiß, das bei allen $\frac{4}{3}$ I hat, erfuhr dabei Umänderung. Die M sind ursprünglich oben trituberkulär, unten tuberculo-sectorial. Mit Zunahme der Größe und Ausbildung der carnivoren Diät werden die oberen größer, namentlich länger, so daß die 3 sekundären Außenspitzen sich ihrem entsprechenden Höcker nähern; der Protoconus wird kleiner, der Metaconus größer, erwirbt eine

schneidende Kante und macht den Zahn zu einem secodonten. Die mittleren oberen I, noch bei Phascologale verlängert, nach vorn geneigt, subcaniniform, werden kleiner und den lateralen gleich; die C nehmen an Größe zu; die P, ursprünglich ihrer 3, reduzieren sich auf 2 durch Rückgang; endlich folgt Schwund von P^3. Damit kombiniert sich Umbildung des anfänglich kurzen, breiten Fußes in einen langen, schmalen mit Verlust des Hallux. Der Darmkanal, ursprünglich nur an einem einfachen, dorsalen Mesenterium aufgehängt und nur wenig mehr als das Doppelte der Körperlänge betragend, verlängert und kompliziert sich bei größeren sarcophilen Arten. Allen gemeinsam ist ein nicht syndaktyler Fuß mit nicht opponierbarem Hallux, der rückgebildet ist oder fehlt, stets ohne Nagel. Ein Proc. postorbitalis fehlt; Proc. tympanicus petrosi gut ausgebildet. Beutel schwach oder gut entwickelt und dann nach vorn oder unten geöffnet, mit 4—10 Zitzen. Als ursprünglichste Form gilt Phascologale Temm. Die zahlreichen Arten aus Australien, Tasmanien, Neu-Guinea bis Salawatti haben breite, kurze Füße mit verhältnismäßig großem Hallux, 3 obere P, von denen P^3 größer oder kleiner ist als P^2, verschiedene Ausbildung des Beutels und 4—10 Zitzen. Nahe verwandt ist Sminthopsis Thms. (Podabrus Gould), Australien und Tasmanien, mit längerem Fuß, kleinerem Hallux. In Dasyuroides Spencer von Zentral-Australien wird P^3 rudimentär, der Hallux ist bis auf ein kurzes Metatarsale geschwunden. Im obengenannten australischen Antechinomys Krefft fehlt gleichfalls der Hallux, der schmale Fuß ist maximal verlängert mit verschmolzenen vordersten Sohlenballen, P^3 ist aber der größte P. Die zahlreichen weißgefleckten Arten von Dasyurus E. Geoffr. aus Australien und Neu-Guinea, ähneln in Form und Lebensweise den Mardern (Beutelmarder). Innerhalb derselben erfährt der bei *D. hallucatus* Gould gut entwickelte Hallux Rückbildung bis zum völligen Schwunde bei *D. viverrinus* Shaw und damit vereinigt Verlängerung und Verschmälerung des Fußes. Bei allen ist P^3 geschwunden. Bei D. hallucatus 8, sonst 4 Zitzen mit gut ausgebildetem Beutel. Sarcophilus F. Cuv. *S. satanicus* Thom. Tasmanien, hat als ausschließlicher Fleischfresser secodonte M erworben, Fuß schmal ohne Hallux, 4 Zitzen mit Beutel.

2. Unterfamilie **Thylacininae** mit dem einzigen Thylacinus Temm. *Th. cynocephalus* Harris. Tasmanien: Der Beutelwolf, der größte Raubbeutler mit reichlich 1,50 m Totallänge, hat sich als schneller Läufer in der Richtung des Hundes verändert; Beine hoch, digitigrad; Hallux und sein Metatarsus geschwunden. Auch der Schädel ahmt täuschend den eines Hundes nach, ihm fehlt der Proc. tympanicus des Petrosum. $I\frac{4}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{4}{4}$, Molaren secodont wie bei Sarcophilus, Beutelknochen auf Knorpelstücke reduziert. Beutel nach hinten geöffnet, 4 Zitzen.

3. Unterfamilie **Myrmecobiinae.** Einziger Vertreter Myrmecobius Waterh. *M. fasciatus* Waterh. in Süd- und West-Australien. Sein polyprotodontes Gebiß kam wiederholt zur Sprache, da es mit: $I\frac{4}{3-4}\,C\frac{1}{1}\,P + M\frac{8}{8-9}$ die zahlreichsten Komponenten unter recenten Säugern im postcaninen Teil hat. Da es sich um ein von Ameisen lebendes Tier handelt, erfuhren die trituberkulären M durch Nichtgebrauch Veränderung, was ebenso wie scheinbare Primitivität der antemolaren Zähne als Regression vom primitiven Dasyuridengebiß zu deuten ist. Was die Vermehrung der Backenzähne anlangt, so ist diese nach der einen Ansicht durch Stehenbleiben von Milchzähnen aufzufassen [H. Winge], nach einer anderen als primärer Charakter, der von mesozoi-

schen Vorfahren überliefert wurde, wobei allerdings die Form der Backenzähne reduziert wurde zum Typus der Dasyuridae [Leche]. Bensley endlich sieht darin eine Verdoppelung der Zähne am hinteren Ende der Zahnleiste oder ein Wiederauftreten von früh verlorenen Zähnen in derselben Gegend, entsprechend der Verlängerung der Kiefer, die Hand in Hand geht mit der zum Zwecke der Myrmekophagie verlängerten vorstreckbaren Zunge. Fuß verlängert, seine Sohle glatt, Hallux fehlend; Hand mit Grabklauen. Proc. orbitalis groß. Ein Marsupium fehlt, nicht aber der Sphincter marsupii (S. 48); 2 Paar Zitzen.

4. Unterfamilie **Notoryctinae.** Der erst im Jahre 1890 in Süd-Australien entdeckte Notoryctes Stirling dokumentiert sich durch sein Gebiß: $I\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{4}{4}$ als ein, wenn auch aberranter, Polyprotodont. Innerhalb dieser, und zwar unter den Dasyuridae, beansprucht aber die einzige bekannte Art *N. typhlops* Stirl. den Wert einer Unterfamilie, da nur ein Teil seiner Eigenschaften sich als auffällige Anpassung an seine Lebensweise erklären läßt. Er lebt nämlich nach Art eines Maulwurfs, dessen Größe er auch ungefähr hat, gräbt aber seine Gänge in losem Sande und ist dementsprechend organisiert und ähnelt Chrysochloris in manchen Punkten so sehr, daß E. Cope die Frage, ob dies Konvergenz sei oder Folge von Blutsverwandtschaft, in letzterem Sinne entschied. Die Ähnlichkeit der oberen M mit denen von Chrysochloris, nach Winge mit denen von Centetes, harrt noch weiterer Aufklärung und ist vielleicht ein Erbstück mesozoischer Ahnen. Die Genealogie von Notoryctes ist noch dunkel. Sein grabendes Leben verursachte Umformung des Skeletes, wodurch es in verschiedenen Punkten auch den Dasypodidae ähnelt. Außer diesen Konvergenzerscheinungen und Anpassungen ist aber Notoryctes ausgezeichnet durch einen nicht syndaktylen Fuß mit nicht opponierbarem Hallux mit Nagel. Die im Carpus stark modifizierte Hand hat im 1., 2. und 3. Finger je 2 Phalangen, im 4. nur eine, der 5. besteht nur aus einem Metacarpale, welches nebst dem langgestreckten Pisiforme von einer breiten, platten Kralle umgeben wird, die übrigen sind gewaltige Grabkrallen. Ferner durch ein nach hinten geöffnetes Marsupium, worin nur 2 Zitzen liegen; durch einen kurzen, breiten Schwanz: nur rudimentäre Beutelknochen und durch das Fehlen eines Scrotum, obwohl die Testes extraabdominal und präpenial liegen; Colon fehlt, das äußere Ohr und Auge sind geschwunden.

3. Familie: Peramelidae. Grabende, insectivore oder omnivore australische Beuteltiere von Kaninchengröße, die aber auch ausgesprochen Pflanzennahrung nachgehen. Durch Syndaktylie der 2. und 3. Zehe verwischen sie die scharfe Grenze gegenüber den Diprotodontia; denn ihr Gebiß $I\frac{4-5}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{4}{4}$ ist durchaus polyprotodont. Die hohe Zahl der I weist selbst darauf, daß sie von sehr primitiven Polyprotodontia sich herleiten. Ihre M ändern sich aber von trituberkulär, quadrituberkulär, bunodont, bis schließlich hypsodont; der Metaconus vertritt schließlich den Hypoconus wie bei Artiodaktyla. Auch die Extremitäten erlitten sekundäre Veränderungen, die flüchtig an Ungulaten mit reduzierter Fingerzahl erinnern. Bei Perameles E. Geoffr. und Thylacomys Owen (Peragale Auct.), von denen das erste Genus von Australien über Neu-Guinea bis zu den Kei-Inseln westlich sich erstreckt, zeigen dies die schmalen Hinterpfoten. Deren 1., 2. und 3. Zehe ist nämlich stark reduziert und nur die 4. und 5. in Gebrauch.

Die Hand ist aber eine Grabhand, an der nur Finger I und V reduziert ist, während die übrigen große Grabklauen tragen. Choeropus Ogilby, Australien, hat aber einen perissodaktylen Fuß erzielt, so jedoch, daß nur die 4. Zehe gebraucht wird; auch die 5. ist reduziert. Die Hand ahmt aber die der Artiodaktylen nach, indem Finger II und III den Körper tragen. Finger IV ist klein, I und V geschwunden. Dieser Beutler ist fast unguligrad. Über Anuromeles Heller von Neu-Guinea s. S. 53. Bei allen ist der Beutel gut entwickelt mit 6, gewöhnlich 8 Zitzen.

II. Unterordnung **Caenolestoidea.**

4. Familie Caenolestidae. Erst im Jahre 1895 wurde durch O. Thomas das Genus Hyracodon, das R. F. Tomes 1860 nach einem Tier aus Ecuador nicht genügend beschrieben hatte, wiedererkannt und gleichzeitig dargelegt, daß dieses Genus, das er Caenolestes nannte, am engsten an die fossile, durch Ameghino aus der Santa-Cruz-Formation beschriebene Abteilung der Paucituberculata von Patagonien sich anschließt, und zwar der Familie *Epanorthidae* angehört.

Seitdem wurde durch Frl. Dederer, Lönnberg, namentlich aber durch seinen Monographen Osgood sein Bau näher bekannt, der Anlaß gab zu verschiedenen Deutungen seiner Verwandtschaft, namentlich zu alttertiären Formen aus Süd-Amerika, die in mancher Hinsicht an Phalangeriden erinnern. Solange diesbezüglich aber Unsicherheit herrscht, geben wir den wenigen recenten Arten aus dem alpinen Teil der Anden von Venezuela bis Bolivia eine eigene Stellung zwischen Poly- und Diprotodontia, wozu viele altertümliche Merkmale Anlaß geben, die zum Teil auf beide große Abteilungen hinweisen. Das Gebiß: $I\frac{4}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{4}{4}$ hat in den unteren medialen I, die nach Art der Macropodidae verlängert sind, einen primitiven diprotodonten Charakter. Die oberen sind echt polyprotodont, gleichartig und scharf und wirken nach Lönnberg zusammen mit den medialen unteren scheerenartig. Dabei erinnert nach ihm der rundliche, transversale Bewegung zulassende Gelenkkopf der Mandibulae und deren Beweglichkeit in ihrem symphysialen Teil ebenfalls an Macropodidae. Der letzte P wird gewechselt, die quadratischen oberen M mit Hypoconus erinnern an die bunodonten Phalangeridae. In der pentadaktylen Hand sind die zentralen Finger unguiculat, die Randfinger mit Nagel. Der Fuß ist pentadaktyl, ist primär terrestrisch, die 4 lateralen Zehen fast gleich lang, Zehe II und III nicht syndaktyl, Hallux nicht opponierbar, ohne Nagel. Das Becken weicht ab durch die kurze, auf die Pubes beschränkte Symphyse und durch die auffallend breite Basis der Beutelknochen (I, Fig. 109). Trommelhöhle geschlossen durch den kleinen Proc. tympanicus des Alisphenoid und des Petrosum; Stapes säulenförmig. Proc. postorbitalis fehlt; Proc. paroccipitalis und mastoideus klein. Dorsale Portion der ventralen Gehirncommissur ohne Fasciculus aberrans, wie bei Polyprotodontia. Darmkanal kurz, ungefähr $2\frac{2}{3}$ mal die Länge des Tieres, Coecum kurz; kein Marsupium, 1 Paar Zitzen; Schwanz nicht prähensil. Von diesen terrestrisch, im Gebüsch lebenden insectivoren Dämmerungs- und Nachttieren, von bis zu etwa 130 mm Kopf-Rumpflänge, ist am längsten bekannt Caenolestes Thos. mit *C. fuliginosus* (Tomes) und *C. obscurus* Thos. Später wurde Orolestes Thos. entdeckt.

III. Unterordnung **Diprotodontia.**

Arboricol oder terrestrisch: herbivor, frugivor, selten insectivor oder omnivor, $I\frac{3}{1}—\frac{1}{1}$, M quadrituberkular, bunodont, bilophodont oder selenodont. Untere I horizontal verlängert; C meist klein, unten fehlend. Zehe II und III mehr oder weniger reduziert, syndaktyl, Zehe IV in steigender Verlängerung bis zur funktionellen Monodaktylie. Hallux ursprünglich opponierbar geht zurück bis zum Schwunde. Dorsale Portion der ventralen Gehirncommissur mit Fasciculus aberrans. Vordere Zungenbeinhörner ligamentös und opisthotrematisch mit Schädel verbunden. Darmkanal meist lang, Coecum groß, Magen einfach oder sakkuliert oder mit großer Kardialdrüse. Oberlippen zuweilen gespalten. Sublingua reduziert. Höchstens 4 Zitzen, Beutel gut entwickelt. Australisch.

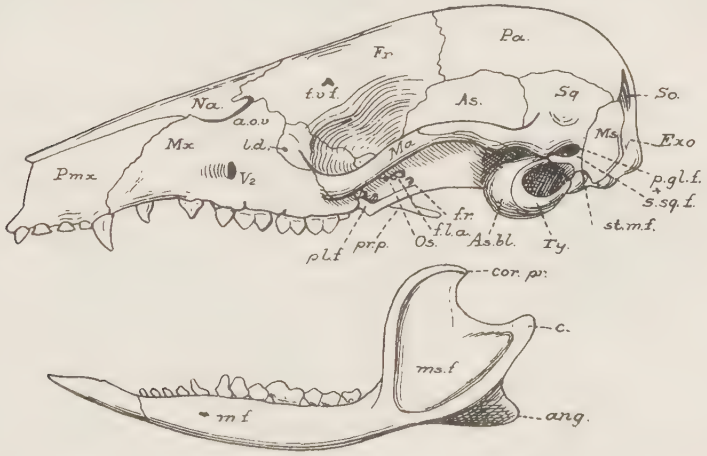


Fig. 38. Kopfskelet von Caenolestes nach Pauline H. Dederer durch Osgood geändert. *ang* Processus angularis; *a. o. v* antorbitale Vacuosität; *As* Alisphenoid; *As. bl* Bulla alisphenoidei; *C* Condylus mandibulae; *cor. pr* Processus coronoideus; *Exo* Exoccipitale; *f. l. a* Foramen sphenorbitale (For. lacerum anterius); *Fr* Frontale; *fr* Foramen rotundum; *f. v. f* Foramen venosum; *l. d* Ductus lacrymalis; *Ma* Jugale; *m. f* Foramen mentale; *Ms* Mastoid; *ms. f* Fossa masseterica; *Mx* Maxillare; *Na* Nasale; *Os* Orbitosphenoid; *Pa* Parietale; *p. gl. f* Foramen postglenoideum; *P. l. f* Foramen postero-laterale palatini; *Pmx* Praemaxillare; *pr. p* Processus pterygoideus palatini; *So* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum; *S. sq. f* Foramen subsquamosum; *st. m. f* Foramen stylomastoideum; *Ty* Tympanicum; V_2 Foramen infraorbitale.

5. Familie: PHASCOLARCTIDAE. Mit H. Winge vereinige ich Phascolarctus, der von manchen dem Phalangeridae zugezählt wird, mit Phascolomys, seit langem der einzige Vertreter der Phascolomyidae. Unsere Tabelle nennt die übereinstimmenden Merkmale, denen noch hinzuzufügen ist, daß die untere Wand der Paukenhöhle nur membranös geschlossen ist, nicht knöchern wie bei Phalangeridae. Im Gegensatz zu letzteren haben die Intermaxillaria eine große Ausdehnung frontalwärts, ist das 5. Endoturbinale umfangreich durch Pneumatisation und erfährt das Maxilloturbinale das gleiche; ist die Symphysis mandibulae verschmolzen; fehlen der Fußsohle die quergestreiften Sohlenballen und ist deren Haut einfach gekörnelt. Gegenüber dem Koala: PHASCOLARCTUS Blainv. Gebiß: $I\frac{2}{1}C\frac{0}{0}P\frac{1}{1}M\frac{4}{4}$, der arbori-

col ist mit Kletterfuß, mit der Art: *Ph. cinereus* Goldf., unterscheidet sich Phascolomys E. Geoff., der Wombat, dessen verschiedene Arten gleichfalls auf Australien beschränkt sind, durch seine grabende Lebensweise mit dementsprechendem Grabfuß mit Grabkrallen; die syndaktylen Zehen sind fast so lang und stark wie die kurzen, aber starken Zehen IV und V, Hallux äußerst kurz und breit, nur spreizbar. Nach Art von Nagern nährt er sich von Wurzeln und hat dementsprechend nur wurzellose Zähne und große Nagezähne oben und unten: $I\frac{1}{1}$. Dies wird aber bereits bei Phascolarctus vorbereitet.

Die fossilen † Nototherium Ow. und † Diprotodon Ow., aus dem Plistocän Australiens, bewegen sich in derselben Richtung. Ihre M sind bilophodont. Diesen Riesen, von denen Diprotodon die Größe eines Rhinoceros hatte, stand nur wenig nach † *Thylacoleo carnifex* Ow. aus dem Plistocän von Australien (Fig. 39). Unterscheidet sich von Phascolarctus namentlich durch den letzten unteren P, der dem der Hypsiprymnodontinae gleicht, aber ungeheure Ausbildung erreicht und mit scharfer Schneide

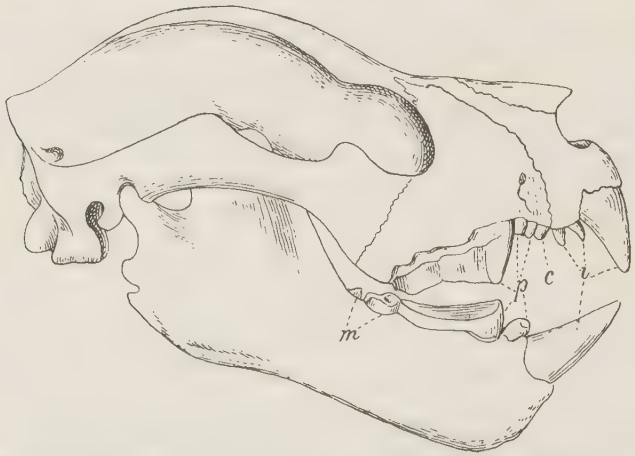


Fig. 39. Thylacoleo carnifex. Nach A. Smith Woodward. Das Gebiß $I\frac{3}{1}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{3}{3}M\frac{4}{4}$ ist nur teilweise zu sehen.

gegen einen ähnlichen Oberkieferzahn gerichtet ist. Dies gab vielfach Anlaß zu der Meinung, daß dieses Tier, wie sein Name besagt, ein großer Carnivor gewesen sei, andere bezweifeln dies wegen der reduzierten Eckzähne.

6. Familie: Phalangeridae. Trotz der Verschiedenheit eines Phalanger und eines Känguruh läßt sich unschwer nachweisen, daß sie zusammengehören. Extreme Formen wie Macropus haben sich aus kletternden Phalangerinen entwickelt, längs einem Wege, wie ihn Formen, wie Hypsiprymnodon und Hypsiprymnus noch darstellen. Durch Annahme der hüpfenden Bewegungen ging der Hallux zurück, wurde die 4. und 5. Zehe, namentlich aber die 4. sehr kräftig, verlängerte sich ebenso wie der Fuß und schließlich die ganze Hinterextremität (Fig. 23, 25). Auch der Schwanz, ursprünglich ein beschuppter Schwanz mit Dreihaargruppen (Hypsiprymnodon, Dromicia), wurde ein Greifschwanz, endlich sehr kräftig, dicht behaart und eine kräftige Stütze des Körpers, den die verlängerten Hinterextremitäten tragen. Hand in Hand hiermit ging eine Veränderung des Gebisses. Nur künstlich lassen sich daher, wie in unserer Tabelle ge-

schehen, drei Gruppen oder Unterfamilien annehmen. Zu den dort genannten Merkmalen wäre noch hinzuzufügen, namentlich als unterscheidend von den Phascolarctidae, daß die Unterkieferhälften knorpelig verbunden sind, die Gaumenlöcher sich nicht auf das Palatinum beschränken, sondern sich auf das Maxillare ausdehnen, ferner daß Backentaschen fehlen, die Sohlenballen getrennt und quergestreift sind, der Ethmoidalregion pneumatische Räume fehlen. Im ursprünglichen Gebiß $I\frac{3}{1}C\frac{1}{1}P\frac{3}{3}M\frac{4}{4}$ haben die unteren C, darauf in verschiedenem Grade die unteren, endlich auch einzelne der oberen P, schließlich auch die hinteren M Neigung zu Reduktion bis zum schließlichen Schwunde, so daß bei *Dromicia* das Gebiß reduziert sein kann auf $I\frac{3}{1}C\frac{1}{0}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$, wobei aber meist nur $P\frac{4}{4}$ funktionsfähig sind, die übrigen aber rudimentär. Den letzten Schritt tut *Tarsipes*, wo nur die unteren I und der obere C verhältnismäßig gut entwickelt ist, alle übrigen aber rudimentär, so daß die Formel höchstens lauten kann $I\frac{2}{1}C\frac{1}{0}P\frac{1}{0}M\frac{2}{2}$.

a) Unterfamilie **Phalangerinae.** Von Maus- bis Katzengröße. Meist phytophag, seltener insectivor oder omnivor, meist auch arboricol, daher ausgesprochen syndaktyl mit stark verlängerter Zehe IV und opponierbarem Hallux. Sie stehen an der Wurzel der Phalangeridae, die sich nach der Form der quadrituberkulären M in zwei Zweige spalten. Die des einen Zweiges haben einen selenodonten Typus (Thomas). Von diesen ist Pseudochirus Ogilby mit zahlreichen Arten in Australien und Neu-Guinea die ursprünglichste und ausgezeichnet durch die Zangenbildung der Hand, indem die Finger ungleich lang sind und die 2 radialen opponierbar gegenüber den 3 ulnaren (Fig. 40), was auch noch bei Phascolarctus gefunden wird. Durch Ausbildung einer Flughaut hat sich Petauroides Thos. (Petaurista Desm.) aus Pseudochirus hervorgebildet. In dem anderen Zweig haben die M einen bunodonten Charakter; aber bereits O. Thomas (1888) wies nach, daß derselbe auch angedeutet ist im jungen M von Phalanger, aber durch Gebrauch bald schwindet und einer stumpfhöckerigen quadratischen Form Platz macht. Hierher gehören Formen, von denen Thomas darlegte, daß derselbe Prozeß wie bei Petauroides noch zweimal unabhängig bei Phalangerinen auftritt. Aus Gymnobelideus Mac Coy hat sich Petaurus Shaw mit Flughaut entwickelt, während beide übrigens eng zusammenhängen ($\frac{3.1.7}{2.0.7}$); Petaurus hat Vertreter in Australien, Neu-Guinea und bis Halmaheira und Aru. Etwas entfernter ist der Zusammenhang zwischen Distoechurus Pet. und Acrobates Desm. mit Flughaut, beide mit distichem Schwanz, von denen ersterer auf Neu-Guinea, letzterer auch in Australien vorkommt. Zwischen Acrobates und Petaurus steht die ursprüngliche Dromicia Gray, an Myotus erinnernd, in Neu-Guinea, Tasmanien und West-Australien und Dactylopsila Gray von Nord-Australien, Neu-Guinea, Waigeu und Aru.

Fig. 40. Hand von Pseudochirus canescens nach Thomas. Der 1. und 2. Finger ausgiebig opponierbar gegenüber den 3 übrigen.

Am längsten bekannt ist das Genus Phalanger Storr (Phalangista E. Geoff.), dessen Hand ganz mit der der Didelphyidae übereinstimmt.

Greifschwanz mit nackter Spitze, 4 Zitzen. Bewohnt mit etwa 10 variabelen Arten von Neu-Guinea und Queensland ab die Inselwelt bis Celebes, Saleyer, den Talaut-Inseln und Timor. Die Kusus oder Cuscus sind dickwollige Baumbewohner von Katzengröße, deren letzter P groß ist, mit scharfer gefurchter Schneide ($\frac{3.1.7}{2.0.7}$). Nahe verwandt sind die auf Australien beschränkten Arten von TRICHOSURUS Less. ($\frac{3.1.6}{2.0.5}$) mit buschigem Schwanz. Abseits steht der kleine, australische TARSIPES Gerv. & Verr. mit der einzigen Art *T. rostratus* Gerv. & Verr. Es liegt aber kaum ein Grund vor, ihn zu einer eigenen Abteilung Tarsipedinae zu erheben. Seine Eigentümlichkeiten sind fortgesetzte Verlängerung des Fußes und der 4. Zehe und solche, die sich aus seiner Nahrungsweise ergeben. Er entnimmt nämlich mit langer vorstreckbarer Zunge den Blumen Insekten, namentlich aber Nektar. Damit verlängerte sich die Schnauze, bildete sich das Gebiß in oben angedeuteter Weise zu haplodonten, stiftförmigen Gebilden zurück und schwand, einzig unter Diprotodonta, das Coecum.

Fig. 41. Hypsiprymnodon moschatus. Der obere P⁴ mit schneidendem Kamm. Seine Längsachse nach auswärts gekehrt, bildet einen Winkel mit der Reihe der kleinen quadrituberkulären Molaren. Nach Thomas. × 2.

Die noch übrigen terrestrischen phytophagen Phalangeridae bieten der Taxonomie große Schwierigkeiten, da deren progressive Umänderungen aus einem ursprünglichen arboricolen Phalangeridenstadium hinsichtlichder Fußstruktur und des Gebisses ungleich verlaufen. Die in unserer Tabelle angewandte Zweiteilung ist daher eine künstliche. Sie bringt aber zum Ausdruck, daß die:

b) Unterfamilie **Hypsiprymnodontinae**, in der HYPSIPRYMNODON Ramsay, mit dem einzigen rattengroßen *H. moschatus* Rams. von Queensland, den Phalangeridae, noch am nächsten steht, wie die gleiche Länge der Extremitäten, von denen die hinteren kaum zum Hüpfen gebraucht werden, sowie der noch kurze Fuß mit den normalen 5 quergestreiften Sohlenballen und mit opponierbarem Hallux mit normaler Phalangenzahl ausweist. Auch der nackte, beschuppte Schwanz zeigt also noch primitive Hautbedeckung. Das Gebiß $I\frac{3}{1}\,C\frac{1}{0}\,P\frac{2}{2}\,M\frac{4}{4}$ hat brachydonte, quadrituberkuläre M mit einem Anfang von Querverbindung der Höcker. Der schneidende letzte P ist mit seinem Vorderende nach auswärts gekehrt und mit 6 Riefen versehen (Fig. 41).

c) Unterfamilie **Macropodinae**. Allen gemeinsam ist eine tiefe Aushöhlung am Boden der Fossa masseterica des Unterkiefers; ferner die größere Länge der Hinterextremitäten und damit springende Ortsbewegung; Verlängerung des syndaktylen Fußes im metatarsalen Teil und von Zehe IV (Fig. 25). Der Hallux fehlend. Schwanz lang, behaart, zuweilen noch prehensil. Mit Bensley können wir drei Zweige unterscheiden. Einer, vertreten durch POTOROUS Desm., nähert sich Hypsiprymnodon noch am meisten in den wenig verlängerten Hinterextremitäten, kurzen Füßen mit noch 3 allerdings bereits gekörnelten Sohlenballen, von denen die 2 digitalen verschmolzen sind. $P\frac{4}{4}$ hat aber nur 2—4 kurze, oberflächliche Riefen. Im zweiten Zweig mit BETTONGIA Gray, ausgezeichnet durch einen dichtbehaarten Schwanz, der als Greifschwanz gebraucht wird, obwohl die Tiere durchaus auf dem Boden, selbst in Höhlen leben, und AEPYPRYMNUS Garr. ebenfalls mit Scharrkrallen, liegt die Fußstruktur ganz in der Bahn von Macropus mit ge-

schwundenen Sohlenballen. Das Gebiß aber gibt Bensley Anlaß, sie mit Hypsiprymnodon zu vereinigen, indem der geriefte P^4 eine progressive Auswärtsdrehung seines Vorderendes erfährt, sich verlängert und die Zahl seiner Riefen bis auf 10 steigen kann. Diesen 3 genannten australischen Genera sind gemeinsam die brachydonten quadrituberkulären M, deren vorderes und hinteres Höckerpaar den Anfang einer Querverbindung zeigt. Diese kommt im dritten Zweig zur vollen Ausbildung und gibt den M einen ausgesprochen lophodonten Charakter. In Verbindung mit dem schneidenden Charakter der Vorderzähne, der Form des Gelenkkopfes der Unterkiefer und schließlich deren Beweglichkeit im symphysialen Teil — wodurch transversale Gleitbewegung möglich ist — sind diese Tiere befähigt zum Abweiden und Kauen von Gräsern.

Eine Reihe mit hypselodonten M und mäßig entwickelten schneidenden P wird durch das typische Känguruh Macropus Shaw vertreten. Von den zahlreichen Arten sind die großen, wie *M. giganteus* Zimm. und *M. rufus* Desm., ferner die mittelgroßen, wie *M. ualabatus* Less. et Garn. und *ruficollis* Desm. (Bennetti Waterh.), die auch zum Genus Halmaturus Illig. vereinigt werden, auf Australien und vereinzelt auf Tasmanien beschränkt. Die letzteren haben in *M. agilis* Gould auch einen Vertreter in Neu-Guinea. Die 3. Abteilung der zierlich gebauten, auch wohl Thylogale Gray genannten Arten, haben weitere Verbreitung im tropischen Teile des Gebiets. *M.* (*Th.*) *browni* Rams. geht über Neu-Guinea bis Neu-Britannien, und *M.* (*Th.*) *brunii* Schreb., das am längsten (1714) bekannte Känguruh, kommt auf den Aru- und Kei-Inseln vor. Letzteres wurde verwechselt mit der Art *Mülleri* Schleg. des Genus Dorcopsis Schleg. u. Müll. von Neu-Guinea und benachbarten Inseln, welche Art bis Misol reicht und somit das westlichste Känguruh ist. Neben Petrogale Gray, Lagorchestes Gould und Lagostrophus Thms. verdient Onychogale Gray Erwähnung, da dessen Schwanz in einer Hornspitze endet. Sämtlich von Australien.

Abweichend ist Dendrolagus Schleg. u. Müll. mit 8 Arten, welche die Wälder von Neu-Guinea und Nord-Australien bewohnen. Sie haben sich sekundär wieder angepaßt an die arboricole Lebensweise, was sich am auffallendsten äußert in den verhältnismäßig kurzen Hinterextremitäten und dem kurzen, breiten Fuß. Der Schwanz wurde aber nicht prehensil. Es bleiben eben unbeholfene Kletterer. Daß sie nicht abstammen von hochspezialisierten Känguruhs, sondern von primitiveren, ähnlich etwa wie Potorous, erhellt aus der Untersuchung von A. Carlsson; auch aus dem Gebiß, dessen lophodonte M brachydont sind mit enorm verlängerten P^4, mit schneidender Kante und jederseitiger Reihe von Furchen. Ähnlich sind die Arten von *Dorcopsis* Schleg. u. Müll. ebenfalls von Neu-Guinea, aber weit mehr terrestrisch.

Vorgeschichte der Marsupialia.

Mesozoische Säugetiere.

Die Frage nach der Vorgeschichte der Marsupialia steht zunächst vor dem Problem der heutigen disjunkten Verbreitung derselben. Auf S. 13 wurde versucht, von allgemeineren Gesichtspunkten aus hierauf eine Antwort zu geben, in soweit dies in kurzen Worten möglich war bei der Vielheit und Verschiedenheit der Äußerungen hierüber, die zum Teil gleichzeitig

den Zeitpunkt des Entstehens der Beuteltiere berühren. Diese Antwort mußte unvollständig und unbefriedigend bleiben, so lange sie nicht auch die Ergebnisse der Palaeontologie befragte. Aber auch, wenn wir dies tun, bleibt sie unvollständig.

Zunächst steht fest, daß unzweifelhafte polyprotodonte Marsupialia und zwar dem Stamme der tertiär-recenten Didelphyidae angehörig, vermutlich aus dem Eocän von Patagonien bekannt sind. Von dort beschrieb Ameghino + Proteodidelphys praecursor nach einem Unterkiefer, dessen Gebiß mit dem von Didelphys übereinstimmt, im übrigen aber primitive Merkmale zeigt, die Ameghino dazu brachten, Anschluß an die jurassischen + Trituberculata (s. unten) zu suchen. + *Proteodidelphys* verrät aber auch andere Beziehungen. So ist er gegenüber dem recenten Didelphys ausgezeichnet durch die bedeutendere Breite und Stärke der unteren Incisivi. Dem entspricht die größere Ausdehnung des vor den Canini gelegenen symphysialen Teiles des Unterkiefers, der außerdem nach vorn gerichtet ist, bei Didelphys aber reduziert und aufgerichtet. Hierdurch weist er in die Richtung der + **Epanorthidae,** die Ameghino mit dem miocänen + *Microbiotherium* Amegh. anheben läßt. Aus dem Bruchstück von dessen Unterkiefer läßt sich nur ausmachen, daß der symphysiale Teil des Unterkiefers bereits einigermaßen verlängert und zugespitzt ist. Die sich hieran anschließenden, flüchtig beschriebenen eocänen Genera, wie + *Halmariphus*, + *Stylotherium*, + *Garzonia* werden aus Ameghinos wechselnder Auffassung in ihrer phylogenetischen Beziehung nicht deutlich, da er sie einmal unter die + Plagiaulacidae bringt, dann aber auch aus ihnen die heutigen Caenolestidae und daneben die australischen Diprotodontia hervorgehen läßt.

Fig. 42. Unterkiefer von + Abderites crassiramis. Aus dem Miocän Patagoniens. Nach Ameghino. $^3/_2$ nat. Gr.

Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß die + **Microbiotheriidae** ein Seitenzweig sind der Didelphyidae, der zu den Caenolestidae führte. Dafür spricht die bei ersteren sich stets mehr entwickelnde starke Ausbildung, Verlängerung und vorgestreckte Lage des 1. unteren I., wie wir sie von dem recenten Caenolestes und Orolestes kennen und die wohl als parallele Bildung aufzufassen ist zu der gleichen Erscheinung bei den australischen Diprotodontia. Hierbei behält, wie bei Caenolestes, der letzte P seine normale Gestalt oder aber er vergrößert sich bei den + Eparnothidae s. str. und erhebt sich über seine Umgebung, wobei er dann wieder im übrigen entweder von gewohnter Form bleibt oder gerieft wird wie bei + *Abderites*. Er erinnert alsdann an den gleichartigen Zahn der + Plagiaulacidae, sowie an den der recenten Hypsiprymnodontidae, sowie an Potorous und Bettongia. Diese eigentümliche Zahnform des P^4 tritt also wiederholt auf ohne direkte Verwandtschaft und ist eine von entlegenen Ahnen ererbte Mitgift, die wiederholt wieder in die Erscheinung treten kann, ebenso wie die „Diprotodontie" (s. unten).

Unter den patagonischen miocänen (Santa Cruz) Marsupialia tritt eine dritte Gruppe von Polyprotodontia auf, die Ameghino als + **Sparassodonta** vereinigte und die auch als + **Borhyaenidae** bekannt sind. Es waren hochbeinige, durchaus carnivore Tiere, von denen das primitivste + *Amphiproviverra* Amegh. die Größe von Didelphys hatte, der jüngste Vertreter + *Borhyaena* Amegh. etwa einem Wolfe glich. Sie erinnern in Körperform

und Gebiß so auffällig an die monodelphen + Creodonta, daß nicht nur Ameghino sie als deren Vorfahren betrachtete. Lydekker wies aber ihre unverkennbare Ähnlichkeit mit dem heutigen Thylacinus und damit mit den Dasyuridae nach. Er ist selbst geneigt, sie als deren Vorfahren zu betrachten und nannte sie daher + **Prothylacinidae.** Auch Sinclair vereinigt sie mit den Thylacinidae. Es sind denn auch unzweifelhafte Marsupialia, wie der ganze Bau des Schädels ausweist, auch durch den Verschluß der Trommelhöhle seitens des Processus tympanicus des Alisphenoid; durch den eingebogenen Processus angularis des Unterkiefers, wenigstens bei den ursprünglicheren Formen; durch den großen, opponierbaren Hallux bei Amphiproviverra u. d. m. Als Familienmerkmal hat das Gebiß $I \frac{4-3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{3}{3} M \frac{4}{4}$, in den unteren M einen schneidenden Längskamm durch Verschmelzung von Proto- und Paraconid, während das Metaconid und das Talonid fehlen. Ähnliche Umbildung erfahren die oberen M. Bei + *Amphiproviverra* Amegh. mit $I \frac{4}{3}$ ist diese Umbildung erst im Anfang. Bei + *Cladosictis* Amegh. ist sie nur wenig vorgeschritten, aber bei + *Prothylacinus* Amegh. und mehr noch bei + *Borhyaena* Amegh. am meisten accentuiert, unter Reduktion der I auf $\frac{3}{3}$. Mit letzterem größten, am meisten in der Richtung eines kursorischen Raubtieres spezialisierten Vertreter endet die Familie im Obermiocän. Daß dies bereits so früh geschah, lag vielleicht an der Ausbreitung fähigerer monodelpher Carnivora, die aus dem Norden einwanderten.

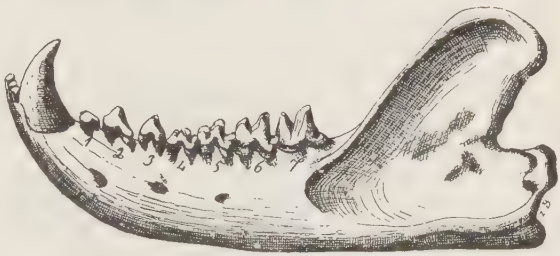


Fig. 43. Unterkiefer von + Prothylacinus patagonicus, aus dem Miocän Patagoniens. Nach Ameghino. $^1/_2$ nat. Gr.

Daß diese Familie in Australien in Thylacinus wieder auftauche, ist wenig wahrscheinlich. Annehmlicher ist, daß diese in der australischen Fauna fremde Form eine Spezialisation ist aus dem Stamme der Dasyuridae: also ein Fall von paralleler Entwicklung zu derjenigen der + Prothylacinidae, der gefördert wurde durch den gleichen biologischen Antrieb eines in schnellem Laufe jagenden Raubtieres. Diese konvergente Ausbildung geschah aber auf dem Boden von Blutsverwandtschaft entfernter dasyurider Ahnen, die sowohl in Süd-Amerika wie in Australien zu ähnlichem Resultate führte.

Hierher gehört vermutlich auch die Familie der + **Necrolestidae** Scott, die vielfach den Insectivora zugeteilt und bei diesen näher besprochen werden wird.

Näherer Bestätigung harrt die auffallende Angabe von Ameghino, daß im Gegensatz zu dem, was wir sonst vom Zahnwechsel der Marsupialia kennen, bei + Amphiproviverra und + Prothylacinus noch C, P_2 und P_3 gewechselt werde, während sich dies bei + Borhyaena bereits auf C und P_3 beschränke. Lydekker scheint diese Mitteilung glaubhaft zu erachten, da er diese Reduktionsreihe meint vervollständigen zu können durch Didelphys, wo nur P_3 gewechselt wird und durch Thylacinus, wo dies bereits embryonal statthabe.

Aus dem frühen Tertiär von Süd-Amerika haben wir Didelphyidae und + Epanorthidae (Caenolestoidea) kennengelernt, ferner die + Prothylacinidae (Sparassodonta), die wohl den Dasyuridae angehören, oder, vorsichtiger gesagt, aus einem Zweige der primitiven Didelphyidae entstanden, der den australischen Dasyuridae innig verwandt war.

Es ist begreiflich, daß diese Tatsachen eine Zeitlang so erklärt wurden, daß man in Patagonien das Schöpfungszentrum der Beuteltiere sah. Und da man früh einsah, daß die Didelphyidae die primitivsten Marsupialia darstellten, kam man dazu, die australischen Marsupialia von den patagonischen abzuleiten. Sie sollten von dort eingewandert und im mammologisch jungfräulichen Boden von Australien ihr Zentrum adaptiver Ausbildung (S. 10) gefunden haben, wobei sie sich ungestört differenzieren konnten, da die Konkurrenz mit den tüchtigeren monodelphen Stämmen fehlte. Der Weg von Patagonien über ein cretaceisches oder früh eocänes antarktisches Land, das die Brücke bilden sollte, eine Ansicht, die auch heute noch viele Anhänger zählt, wurde auf S. 13 geschildert.

Dieses spekulative Gebäude ist aber hinsichtlich der Marsupialia stark erschüttert durch die Wiederaufnahme der alten, ursprünglichen Erklärungsweise, daß die Vorfahren der heutigen Didelphyidae ihr Wohngebiet in Nord-Amerika und Europa hatten, ein Wohngebiet, das sich hypothetisch bis nach Ost-Asien ausdehnen sollte, und daß sie von hier aus nach Süd-Amerika und Australien einwanderten, in letzterem Kontinent mit dem oben genannten guten Erfolg. Diese Einwanderung muß natürlich geschehen sein, bevor die Monodelphia es zur Ausbildung von beweglichen, wanderungstüchtigen Vertretern gebracht hatten, denn sonst ist deren Fehlen in Australien, nachdem es einmal insulär abgeschlossen war, nicht zu erklären, was natürlich ebenso gilt für eine süd-amerikanische Einwanderung. Diese modernisierte Erklärungsweise kann von folgender Überlegung ausgehen.

Zunächst kennt man seit Cuvier unter dem Namen + *Peratherium* Aymard zahlreiche kleine Beuteltiere, die in Europa vom Obereocän bis zum Untermiocän, in Nord-Amerika vom Untereocän bis zum mittleren Oligocän lebten. Sie gehörten unzweifelhaft den Didelphyidae an, einzelne selbst so sehr dem recenten Genus Didelphys oder, nach Winge, noch mehr Grymaeomys, daß sie von denselben nicht zu trennen sind und den distinktiven Namen + Peratherium nicht verdienen. Ihr frühes Ende erreichten sie wohl im Konkurrenzkampf mit inzwischen zur Ausbildung gelangten besser angepaßten monodelphen Konkurrenten. Letztere gelangten, wie oben gesagt, nicht nach Australien, so daß dieser Kontinent das adaptive Zentrum der zahlreichen heutigen und postpliocänen australischen Marsupialia wurde. Nach Süd-Amerika aber gelangten aus dem Norden als gefährlichste Feinde die Katzen und Hunde, aber erst so spät, daß inzwischen die Nachkommen archaischer Didelphyiden es wenigstens zur Differenzierung zahlreicher aber kleiner Vertreter der Caenolestidae und Didelphyidae bringen und sich durch ihre Kleinheit, verborgene Lebensweise und Fruchtbarkeit erhalten konnten. Daß und warum + Prothylacinidae zugrunde gingen, wurde oben erörtert.

Unsere Kenntnis von den oben genannten holarktischen ausgestorbenen Didelphyidae hat aber neuerdings eine erfreuliche Erweiterung erfahren einmal durch den Fund von Marsupialierresten eocänen Alters in Mongolien durch die ergebnisreiche amerikanische Expedition, namentlich aber durch

den von Matthew aus der oberen Kreide (Belly-Schichten) beschriebenen + Eodelphis browni (nicht zu verwechseln mit + Eodidelphys Ameghino). Dessen Reste, die vollständigsten, die von einem cretaceischen Säuger bekannt sind, weisen unzweifelhaft auf Didelphyidae, von denen er sich nur unterscheidet durch die geringere Zahl von nur 3 unteren I. (die oberen sind unbekannt). Hierbei ist auch der nur wenig jüngere + *Thlaeodon* Cope (Cimolestes Marsh) aus den Lance-Schichten zu nennen. Damit wird das Alter der Didelphyidae wieder weiter zurückverlegt.

Auch der Kreis der palaeocenen Didelphyidae Nordamerikas ist neuerdings erweitert durch + *Peradectes* und + *Thylacodon* von Matthew und Granger, von denen ersterer sich nur geringfügig vom jüngeren + Peratherium Aymard zu unterscheiden scheint.

Fraglicher ist der Fund des untereocänen nord-amerikanischen + Myrmecoboides Gidley. Der unvollständige Unterkiefer mit der Zahnformel I?, C_1, P_3, Pd_1, M_3 erinnert nach Gidley an Myrmecobius. Winge hält ihn für einen Didelphyiden, wenn es sich überhaupt um ein Beuteltier

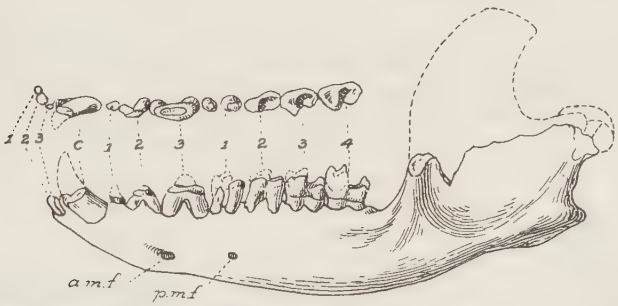


Fig. 44. Unterkiefer von Eodelphis browni. Nach Matthew. $^3/_2$ nat. Gr. von außen und Ansicht der Zähne von oben. *amf*, *pmf* Vorderes und hinteres Foramen mentale.

handelt. Sollte er aber, wie Myrmecobius, den Dasyuridae angehören, so würde er beweisen, daß zu dieser frühen Zeit, die Marsupialia sich nicht allein aus Didelphyidae zusammensetzten, sondern bereits weitere Differenzierung erfahren hatten.

Zu dieser Kette von Überlegungen gesellt sich ferner, daß auch die australische Entstehung der Diprotodontia zweifelhaft wird. Anlaß hierzu gibt die Familie der + **Plagiaulacidae.** In engerem Sinne genommen, waren dies höchstens rattengroße Tiere mit einem großen Nagezahn-artigen I im Unterkiefer, fehlendem C, zusammengedrückten schneidenden P, von denen der letzte mit einer bogenförmigen Krone in Gestalt eines gezähnten oder gerieften Kammes über die Umgebung hervorragte; die M mit 2—3 Längsreihen von Höckern. Sie entlehnen ihren Namen dem oberjurassischen + *Plagiaulax* Falconer von Europa und Nord-Amerika, mit der Zahnformel $\frac{1.0.3-4.2}{}$, dem in Europa als jüngster Ausläufer aus dem ältesten Tertiär von Rheims + *Neoplagiaulax* Lemoine mit nur $\frac{1.0.1.2}{}$ folgte. Bereits Falconer und zahlreiche Forscher nach ihm fanden Anlaß, sie den diprotodonten Marsupialia mehr oder weniger eng anzufügen, wegen des „diprotodonten" Incisivus, namentlich aber wegen der auffälligen Ähnlichkeit des

eigentümlichen P_4 mit dem ähnlich geformten Zahn der recenten Hypsiprymnodontidae, sowie Potorous, Aepyprymnus und Bettongia.

Diese Ansicht fand neue Stütze in + *Ptilodus* Cope. An den auffallend vollständigen cretaceischen Knochenresten von + Pt. gracilis Gidley, suchte der Entdecker nachzuweisen, daß sie durch die Ausdehnung des Jugale bis zur Fossa glenoidea, durch die Vakuositäten im Gaumen, den eingebogenen Proc. angularis des Unterkiefers, die alisphenoide Bulla (die Broom bezweifelt) u. d. m. einem Marsupialier angehören. Das Gebiß mit der Formel $I\frac{1}{1}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{1.2.3.4}{0.0.3.4}$ $M\frac{1.2}{1.2}$ ist durchaus plagiaulacid durch den hohen gerieften P_4, der auch durch die Drehung seines Vorderendes nach außen an die Hypsiprymnodontidae erinnert. Die quadrituberkulären M derselben sind aber bei + Ptilodus lang, mit 2 Reihen von Tuberkeln, die im molariformen oberen P_4 jederseits die Zahl 9 erreichen. Diese auffallende molare Zahnkrone ist seit langem von + *Plagiaulax*, + *Neoplagiaulax*, + *Tritylodon*, + *Meniscoëssus*, + *Polymastodon* (s. Fig. 46) u. a. bekannt, also von den Gebissen, die Marsh unter + **Allo-**

Fig. 45. + Ptilodus gracilis. Nach Gidley. Rekonstruiert durch Abel, nat. Gr.

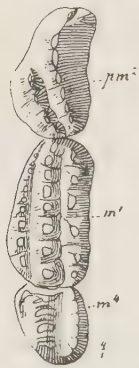


Fig. 46. Multituberkularer zweiter Prämolar und Molares von Ptilodus aus dem Untereocän. Nach H. F. Osborn.

Fig. 47. Vermutliches Gebiß von Meniscoëssus. Nach mehreren Exemplaren zusammengestellt. Obere *P* sind noch nicht bekannt; aus der Kreide Nordamerikas. Nach H. F. Osborn.

theria vereinigte und die Cope + **Multituberculata** nannte. + Ptilodus gehört also ebenfalls den + Multituberculata an, die einzelne Marsupialier-Charaktere aufweisen. Der gewaltige P_4 wurde vermutlich gebraucht, um weiche Pflanzenteile und Früchte abzuschneiden, während die kräftigen Molaren geeignet waren, Samen zu zerquetschen. Gidley kommt zum Schluß, daß die + Allotheria (+ Multituberculata) verwandt mit den diprotodonten Marsupialia, aber nicht deren Vorfahren sind. Dafür

fehlen letzteren in der Tat die auffallenden multituberkulaten Backenzähne. Weniger wichtig erscheint mir, daß bei den + Multituberculata der verlängerte Incisivus, vermutlich I_2, bei den heutigen Diprotodontia I_1 ist. Die diprotodonte Zahnform, die wir auch bei Caenolestidae antreffen, ist eben ein altes Erbstück omnivorer und phytophager Marsupialia und jedenfalls nicht in Australien entstanden. Auch der merkwürdige P_4 einzelner Diprotodontia Australiens entstand nicht dort, sondern ist ein Erbstück — denn man kann schwerlich annehmen, daß er zweimal unabhängig entstand — holarktischer multituberkulärer Vorfahren, deren Molaren sich zu quadratischen, quadrituberkularen oder bunodonten Zähnen reduzierten.

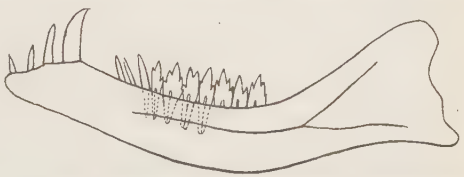


Fig. 48. Dromatherium sylvestre. Trias Nord Carolina, ergänzt nach Döderlein. Sehr stark vergrößert.

Die ancestralen + Multituberculata ließen also als laterale Reihe, die Diprotodontia hervorgehen, während sie selbst vermutlich bereits im Obertrias Schwabens mit + *Microlestes* Plieninger, + *Triglyphus* Fraas und den neuerdings von Hennig beschriebenen + *Oligokyphus* und + *Stathmodon* ihren Anfang nahmen, insoweit sich dies aus den einzelnen Zähnen derselben erschließen läßt. Diese früh entstandene herbivore Ordnung fand aber bereits mit + *Neoplagiaulax* und + *Meniscoëssus* im basalen Eocän ihr Ende. Es sei denn, daß sie sich in + *Desmostylus* (s. S. 44) bis ins Miocän erhielt.

Eine andere Frage ist aber, ob eine longitudinale Anordnung konischer Tuberkel in mehreren Reihen auf den Molaren nur den archaischen Säugern zukommt, die wir als diprotodonte, nach anderen als marsupiale + Multituberculata zusammenfassen können. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie

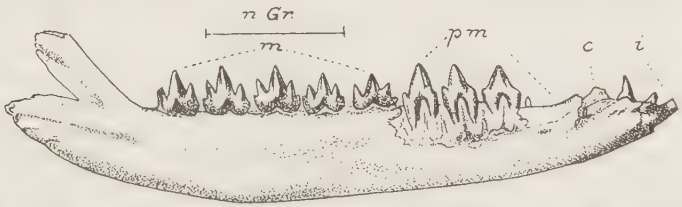


Fig. 49. Linker Unterkiefer von Amphilestes broderipi Owen von außen. Nach Goodrich. × 5.

auch bei solchen Säugern aufgetreten sein könnte, die an der Wurzel der Monodelphia stehen, denen also die Merkmale abgingen, wodurch die Marsupialia gekennzeichnet sind.

Die + Multituberculata haben aber auch andere Beurteilung erfahren. Wohl unter dem Eindruck, daß die 1888 entdeckten Zähne von Ornithorhynchus vielleicht mit denen der + Multituberculata zu vergleichen wären (s. S. 34), sahen manche in letzteren die Vorfahren der Monotremata. Das tat auch Broom (1914), wenn auch mit großer Vorsicht und Einschränkung, wie wir unten sehen werden. Winge aber war bis zu seinem Tode noch voll dieser Ansicht. Ja, er ging viel weiter und

rechnet zu den Monotremata nicht nur die + Plagiaulacidae, sondern auch was er + Amphilestidae, + Amblotheriidae und + Triconodontidae nennt, also alle zum Teil ganz unsicheren Reste, die man als **Mesozoische Mammalia** andeutet und deren Kenntnis in Hauptsache auf mehr oder weniger vollständigen Unterkiefern und isolierten Zähnen beruht.

Die Auffassung über dieselben geht daher naturgemäß weit auseinander. So vereinigte Winge mit den + **Triconodontidae** auch + *Micronodon* Osborn und + *Dromatherium* Emmons aus dem Obertrias von Nord-Amerika, die Osborn als + **Protodonta** zusammenfaßte, und von denen man höchstens aussagen kann, daß es ziemlich sicher Säuger waren, nicht etwa theriodonte Reptilien, da der Unterkiefer aus einem einzelnen Stück, dem Dentale, besteht, also eine squamoso-maxillare Gelenkung hatte und die Wurzeln von der Mehrzahl der Backenzähne zum mindesten die Andeutung einer Teilung aufweisen. Warum diese Tiere (Fig. 48), mit der Zahnformel $\frac{3.1.3.7}{}$, worin die stiftförmigen, einwurzeligen Zähne als Prämolaren die komplizierteren 7 folgenden, ziemlich willkürlich als Molaren gedeutet werden, in der Stammreihe der Monotremata liegen sollen, ist nicht einzusehen.

Fig. 50. A Tuberkulo-sektorialer Molaris des Unterkiefers von Amphitherium prevosti Blainville von Innen. Nach Goodrich. *m* Metaconus; *p* Protoconus; *pa* Paraconus; *t* Talonid. B Molaris von Tinodon, C von Triconodon. Nach Simpson.

Ebensowenig tun dies die + **Triconodonta** (Marsh) Osborn. Diese Ordnung ist aufgebaut auf ebenfalls nur wenige Zentimeter große Unterkiefer mit dem ursprünglichen Gebiß $\frac{4.1.4.5.}{}$ Die Backenzähne haben 3 in einer Reihe stehende Spitzen, ein kräftiges Cingulum und geteilte Wurzeln. Der eingebogene Winkelfortsatz des Unterkiefers erinnert an Marsupialia, das Gebiß übrigens ebensogut an Insectivora. Am längsten bekannt sind die Genera + *Amphilestes* Owen (Fig. 49), + *Phascolotherium* Owen und + *Spalacotherium* Owen aus den oberjurassischen Stonesfield Slates von England. Dazu gehören weiter die gleichalterigen verschiedenen Arten von + *Triconodon* Owen von England und Nord-Amerika mit der bereits im molaren Teil reduzierten Formel $\frac{?3.1.4\ 3-4}{3.1.4.3-4}$. Hierin konstatierte Osborn einen Zahnwechsel des letzten P, wie bei Marsupialia, in deren Verwandtschaft sie meist gebracht werden.

Neuerdings hat Simpson bei einer wertvollen Revision der amerikanischen jurassischen Mammalia, insoweit sie nicht den Multituberculata angehören, die Triconodonta in eine Ordnung der **Triconodonta** in engerem Sinne und in eine zweite der **Symmetrodonta** Simpson verteilt. Als dritte Ordnung erkennt er die Pantotheria Marsh oder Trituberculata Osborn. Gemeinsam ist denselben ein Gebiß aus I, C, P, M bestehend, dessen Backenzähne, häufig auch der C, zweiwurzelig ist. Die Zahl der ersteren beträgt meist 7—10, ausnahmsweise liegt sie zwischen 5 und 13. Die Unterkieferhälften sind durch eine lange knorpelige Symphyse ver-

bunden gewesen; ihr Proc. coronoideus ist breit, meist nach hinten gebogen. Die I sind meist griffelförmig, in einer Längsreihe, einander nicht berührend. Diese Merkmale beweisen nach Simpson nichts weiter, als daß es Erbstücke sind von Promammalia, die sich in der Richtung der Mammalia fortentwickelten; sie beweisen aber nicht die natürliche Zusammengehörigkeit dieser 3 Gruppen. Im Gegenteil, Simpson hält deren Ursprung so weit entlegen, daß es nicht annehmbar erscheint, daß sie auseinander hervorgingen.

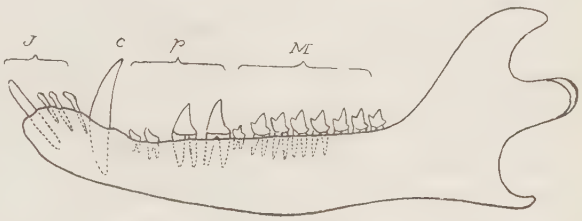


Fig. 51. Phascolestes. Ober-Jura, England ergänzt nach Döderlein. Sehr stark vergrößert.

Die Triconodonta in dieser engeren Fassung haben untere M — um nur von diesen zu sprechen — mit 3 Hauptköckern in einer geraden oder fast geraden antero-posterioren Richtung; der mittlere ursprünglich der höchste, später alle 3 ungefähr gleich. Nur ein inneres Cingulum, das vorn und hinten spitze Höcker bilden kann. Die oberen und unteren Molaren gleiten beim Kieferschluß aneinander vorbei. Hierher gehören *Triconodon* Owen (Fig. 50 C), *Amphilestes* Owen (Fig. 49), *Phascolotherium* Owen aus England und *Priacodon* Marsh, *Phascolodon* Simps., *Aploconodon* Simps. aus Nord-

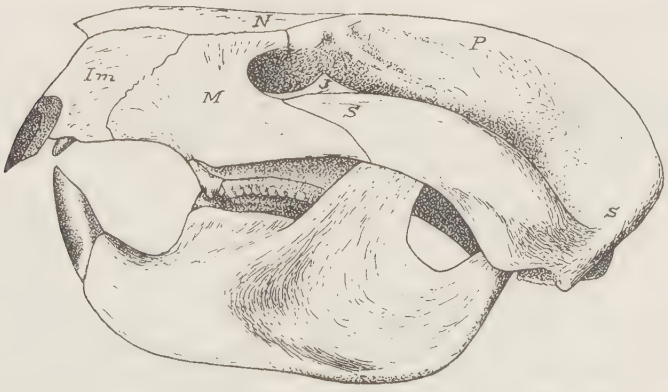


Fig. 52. Polymastodon taoensis Cope. *Im* Intermaxillare, *J* Jugale, *M* Maxillare, *N* Nasale, *P* Parietale, *S* Squamosum. Nach Broom. $^2/_3$ nat. Gr.

Amerika. Bei den Symmetrodontidae Simps. mit den Genera *Spalacotherium* Owen, *Peralestes* Owen, *Tinodon* Marsh (Fig. 50, B), *Amphidon* Simps. ist die Krone der unteren M symmetrisch dreieckig mit der Basis lingualwärts, mit zentralem äußeren Höcker und niedrigerem hinteren und vorderem inneren Höcker. Das gut entwickelte innere Cingulum kann Spitzen bilden; ein Talonid fehlt. Bei Kieferschluß greifen die oberen und unteren M ineinander. Es ist also ein durchbohrendes schneidendes Carnivorengebiß.

Genera wie + *Peralestes* Owen wurden also mit Unrecht der 3. Ordnung: den + **Trituberculata** Osborn (Pantotheria Marsh) zugerechnet. Sie

entlehnt ihren Namen der seitlich zusammengedrückten Krone der Molaren von jurassischen Unterkiefern, dem in der Regel einzigen oder am besten bewahrten Knochenrest. Diese Krone hat nämlich 3 Spitzen, von denen die äußere (Protoconid) die höchste ist, die beiden inneren niedrigeren dem Para- und Metaconid entsprechen. Auf letzteres folgt nach hinten das hohe Talonid. Die Backenzähne sind also tuberculo-sectorial (Fig. 50, A) und zwei- bis dreiwurzelig. Die beim Kauakt ineinander greifenden Backenzähne sind also geeignet zum Festhalten, Durchbohren und Zerquetschen der insectivoren Beute. Die Zahnzahl ist einigermaßen unsicher und spielt bei den bekanntesten Genera, die wir nennen wollen, zwischen $\frac{4.\ 1.\ 5.\ 6}{}$ (┼ *Amphitherium* Owen), $\frac{4.\ 1.\ 4.\ 7}{}$ (+ *Amblotherium* Owen) und $\frac{4.\ 1.\ 4.\ 8}{}$ (┼ *Phascolestes* Owen, Fig. 51, und + *Dryolestes* Marsh). Von den im Gegensatz zu den Molaren wohldifferenzierten Prämolaren ist der letzte ein großer spitzer Zahn, der über M_1 hervorragt; der Caninus häufig zweiwurzelig mit mehr oder weniger prämolariformer Krone. Die schmalen, gestreckten symphysialen Enden der Unterkiefer sind schwach verbunden, der Proc. angularis desselben höchstens schwach eingebogen. Verallgemeinert man die Form der oberen M, wie sie von + *Dryolestes* bekannt ist, so erhält man nach Gregory (1910) eine etwas asymmetrische Zahnkrone mit hohem Protoconus, großem Paraconus nach außen von ersterem, einem kleinen Metaconus, einem Parastylus und einem äußeren Cingulum. Gidley kommt weiter zum vorläufigen Schluß, daß Vieles von dem Wenigen, was man von den — Tuberculata weiß, dieselben als Vorfahren der Insectivora und + Creodonta, also niederer Monodelphia erscheinen läßt; an der anderen Seite verrät ┼ Amphitherium aber auch Beziehungen zu den polyprotodonten Marsupialia.

Die Schwierigkeit, daß ein Erklärungsversuch hauptsächlich auf die Ähnlichkeit der Zahnform angewiesen ist und damit auf möglicherweise irreführende Analogien, macht es zur Zeit fraglich, ob die + Trituberculata überhaupt eine separate Ordnung darstellen und ob sie dann zu den Marsupialia oder an die Wurzel der Monodelphia zu stellen seien, wie manche wollen.

Jedenfalls fehlt aber, ebenso wie bei den + Protodonta und + Triconodonta, vorläufig jeder Beweis, daß die + Trituberculata in den Kreis der Monotremata gehören, wie Winge will. Deren Herkunft ist also zur Zeit noch in Dunkel gehüllt. Es sei denn, daß man der Ansicht von Broom (1914) huldigt und mit ihm annimmt, daß „vermutlich aus den mittel-jurassischen herbivoren Multituberculata die Linie entsprang, die nach bedeutender Spezialisierung und Degeneration in den Monotremen resultierte". Diese Ansicht scheint namentlich entstanden zu sein unter dem Einfluß des in der Anpassungsrichtung von Rodentia hochspezialisierten + *Polymastodon* (Fig. 52) aus dem Paläocän von Nord-Amerika. Sie stützt sich auf die kleinen Frontalia, namentlich aber auf die einigermaßen hypothetische Lage des kleinen Jugale auf der Oberseite des Jochbogens, wie bei Ornithorhynchus, Echidna und ┼ Desmostylus. Der Jochbogen ist aber bei + Polymastodon ein ganz anderer. Auch die nicht gewundene Cochlea von + Ptilodus wird hierbei als Beweisstück herangezogen. Es wird aber wohl nicht zu gewagt sein, anzunehmen, daß diese allen mesozoischen Säugern eigen war und sich von da auf die Monotremata vererbte. Die Septomaxillaria (Ossa narialia), die wir bei Monotremata kennen lernten, sind auch für den multituberkularen + Tritylodon nachgewiesen, aber auch für Dasypodidae (Bd. I, S. 84). Der multituberkulare Charakter der Zähne von Ornithorhynchus wurde oben angezweifelt.

Damit beschränkt sich die Übereinstimmung der animalivoren Monotremen, wie sie uns bekannt sind, mit den vegetarischen + Multituberculata auf eine geringe Anzahl archaischer Merkmale, denen wir, wenn auch zerstreut, zum Teil auch bei Marsupialia und primitiven Monodelphia (Insectivora, Rodentia, Xenarthra) begegnen. Vergleiche übrigens das auf S. 22 Gesagte.

Bei dem Suchen nach genetischen Beziehungen der mesozoischen Säugetiere und ihrer palaeocänen Nachfolger zu den Stämmen heutiger Monodelphia hat man, obiges rekapitulierend, sich an folgendes zu erinnern. Als + Trituberculata (+ Pantotheria) lernten wir jurassische und cretaceische Tiere aus England und Nord-Amerika kennen, die neuerdings meist den Monodelphia zugerechnet werden[1]). Mit Sicherheit können wir aber wohl nur behaupten, daß es Mammalia waren, die an der Wurzel des Stammes standen, aus dem sich Insectivora und + Creodonta entwickelten. Diese Annahme hat kürzlich eine unerwartete Stütze und Erweiterung erfahren,

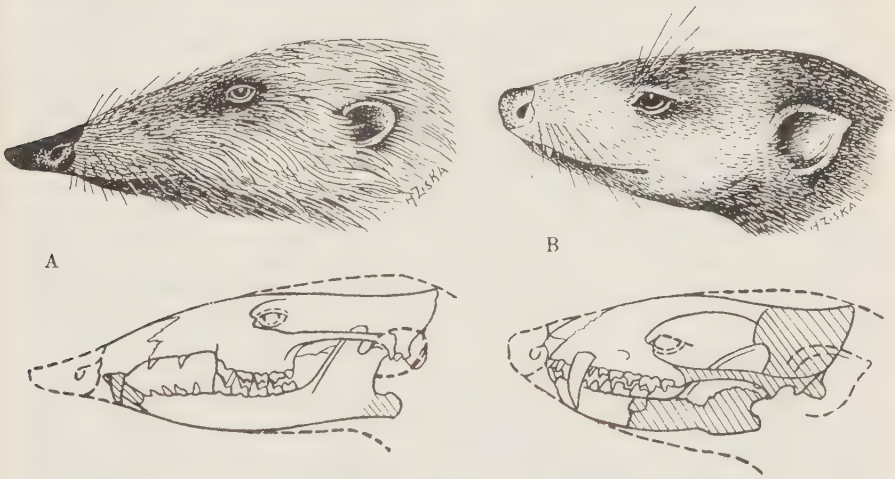


Fig. 53. Schädel und rekonstruierte Köpfe. A Von Zalambdalestes lechei Gregory u. Simpson; B von Deltatheridium pretrituberculare Gregory u. Simpson. Nat. Gr. Nach Gregory.

zunächst von Nord-Amerika her, von wo ganz neuerdings G. G. Simpson aus der Hell-Creek-Formation, die faunistisch meist der Lance-Schicht, also der oberen Kreide zugeteilt wird, einen monodelphen Säuger + *Gypsonyctops* beschrieben hat, der den Insectivora, und zwar der eocänen und oligocänen Familie der Leptictidae angehört. Weit wichtiger sind aber die bemerkenswerten Funde von Granger in der Mongolei. Die obercretaceischen Djadochta-Schichten von dort lieferten nämlich neben einem Multituberkulaten: + Djadochtatherium matthewi Simpson, 4 weitere Säugetierschädel, die von Gregory und Simpson als eigene Familie den Insectivora zugezählt werden unter den Genusnamen + *Deltatheridium*, + *Deltatheroides*, + *Hyotheridium* und + *Zalambdalestes*. Sie beurteilen dieselben als einem cretaceischen insectivoren-creodonten Stamm angehörig, von dem

1) Gewöhnlich wird bei diesen genealogischen Überlegungen von „placentalen Säugetieren" gesprochen. Wir sahen oben (S. 67), daß auch die Marsupialia eine Placenta haben könne; diese sind aber nicht gemeint, sondern Monodelphia.

die paläocänen und eocänen Insectivora, wie + *Palaeoryctes*, *Didelphodus* und die creodonten + Oxyclaenidae als Nachkommen zu betrachten sind. Ferner als Placentalia, die sowohl zeitlich als auch nach dem Bau des Gebisses zwischen den jurassischen + Trituberculata und paläocänen Monodelphia (Placentalia) mitten inne standen, jedoch den letzteren etwas näher. Es waren Tiere, höchstens reichlich von der Größe einer Hausratte, von denen die nebenstehenden, Gregory entlehnten Rekonstruktionen eines „insectivoren (Fig. 53 A) und eines carnivoren" (B) eine ungefähre Vorstellung geben kann. Sie erwecken unser Interesse einmal durch die Tatsache, daß diese cretaceischen Monodelphia bereits in zwei getrennten Stämmen mit verschiedenen Genera auftraten und damit auf eine längere Vorgeschichte hinweisen. Ferner durch ihr Gebiß, daß eine neue Stütze liefert für die Trituberkulartheorie, wie sie durch Wortmann, Gidley und namentlich Gregory reformiert wurde. Diesbezüglich sowie für den weiteren Bau sei auf die wichtigen Schriften von Gregory und Simpson verwiesen. Es sei nur noch der offenbar geringe Umfang des Gehirns hervorgehoben.

Das erinnert uns daran, daß zur Zeit, als diese mongolischen Monodelphia noch nicht bekannt waren, Osborn, Matthew, Gregory u. a. nach dem Studium der damals bekannten fossilen Reste mesozoischer Säugetiere zu dem Schluß kamen, daß ein scharfer Unterschied zu machen sei, zwischen diesen mesozoischen und paläocänen Formen und den untereocänen Arten, soweit es Monodelphia waren. Erstere, die also zum Teil noch mit den letzten Dinosauria zusammenlebten, sind ausgezeichnet durch ihre archaischen Charaktere im Gebiß und in der Fußstruktur. Sie können zwar weitgehende Differenzierung erfahren haben, diese bewegte sich aber im Kreise des archaischen Musters und führte nicht zum Fortschritt in der Richtung der jüngeren und heutigen Monodelphia. Im Gegenteil, sie starben allmählich früher oder später aus, ohne direkte Nachkommen zu hinterlassen. Osborn bezeichnete sie daher als **Meseutheria** und verstand darunter die + *Amblypoda*, + *Condylarthra* (+ Protungulata), + *Creodonta* und + *Tillodontia*, die uns später noch beschäftigen werden. Sie starben aus, wohl infolge der verhältnismäßig defektiven Struktur von Gebiß und Gliedmaßen und durch den Stillstand in der Entwicklung ihres Gehirns. Diese Radiation mesozoischer Monodelphia war nach Osborn nicht ancestral zu einer jüngeren Radiation, die im Untereocän anfing und die er als **Caeneutheria** zusammenfaßte. Wie Gregory (1910) ausführlich dargelegt hat, sind diese Namen nicht als systematische zu verwerten. Sie deuten nur zwei faunistische Radiationen an. Aus der jüngeren, die im Untereocän anhob, gingen aus kleinen Formen, die den Insectivora, + Creodonta, + Protungulata (+ Condylarthra) angehörten und die Begabung hatten rascher progressiver Entwicklung des Gehirns, des Gebisses, der Fußstruktur, die modernen jüngeren und heutigen Säugetierstämme hervor, die uns weiterhin beschäftigen werden. Im Lichte der neuen Funde, benötigt auch diese Betrachtung eine Revision.

Um zum Schlusse nochmals auf die australischen Marsupialia zurückzukommen (vgl. S. 14), haben wir zunächst festzustellen, daß die neuen mongolischen Funde sowie der Fund von + Gypsonyctops ein vielfach angenommenes mammologisches Dogma ins Schwanken bringen. Es galt doch bei vielen als feststehend, daß zur Zeit der oberen Kreide, also gleichzeitig mit den letzten Dinosauria, von Mammalia nur erst + Multituberculata (+ Pantotheria) aus der Familie der + Plagiaulacidae sowie Marsupialia zur Aus-

bildung gekommen seien. Die Monodelphia (Placentalia) sollten erst tertiären Alters sein, also erst im Paläocän erscheinen. In der Tat lernten wir oben unter anderen in + Eodelphis Matth. aus den Belly-Schichten von Nord-Amerika einen obersenonischen Vertreter der Marsupialia kennen. Aber Monodelphia sollten fehlen. Ein gleichzeitiges Auftreten in Patagonien in Gestalt der + Proteodidelphyidae von Ameghino (S. 80) blieb immerhin fraglich hinsichtlich der geologischen Zeitbestimmung. Das daran anschließende, allerdings jüngere, aber immerhin eocäne Vorkommen von Marsupialierresten, die ebenfalls dem Formenkreis der Didelphyidae angehörten, in Eurasien, spricht also für eine weltweite Verbreitung derselben, so daß eine Besiedelung von Australien mit ihnen vom Norden her auf keine Schwierigkeiten stößt.

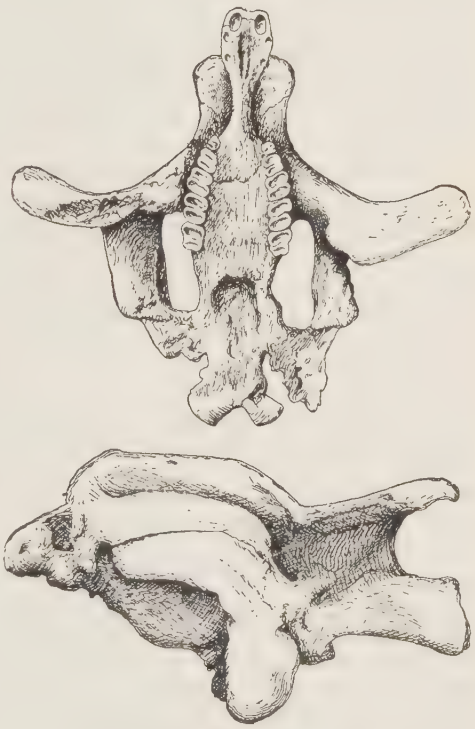


Fig. 54. Schädel von Euryzygoma dunense Longman, aus dem Plistozän von Brigalow, Darling Downs, Queensland. — Ungefähr $^1/_{10}$ nat. Gr. — (Länge 63,4 cm, Breite zwischen den Jochbögen 68 cm.) In der Seitenansicht (untere Figur) ist die Verbindung zwischen Nasalia und Praemaxillaria ergänzt, ebenso das Verbindungsstück zwischen den Nasalia und Frontalia in der Unteransicht (obere Figur). Nach Photographien von H. A. Longman, 1921, durch O. Abel umgezeichnet und zum Teil rekonstruiert.

Warum fehlen nun, auch im Lichte obiger Tatsachen über das Auftreten von Monodelphia bereits in der Kreidezeit, letztere fast vollständig im australischen Kontinent? Einmal dürfen wir uns vorstellen, daß diese frühesten, kleinen Monodelphia, die in der Arktogaea entstanden, von insectivorer oder carnivorer, vielleicht nächtlicher Lebensgewohnheit, und daher wenig verbreitungsfähig waren. Wir dürfen weiter annehmen, eine Ansicht für die auch Pfeffer (1927) neuerdings eintritt, daß ungefähr zu dieser Zeit, also etwa im Paläocän, Australien insularen Charakter annahm. Erst viel später, etwa im Mitteltertiär, trat es wieder mit der nördlich gelegenen großen Landmasse Eurasiens und damit mit der Palaeogaea überhaupt in Verbindung. Dies war aber kein länger dauernder kontinentaler Zusammenhang, sondern ein zeitweiliger mit der nordwärts vorgelagerten Inselwelt, deren wenig stabiler wechselnder Charakter bekannt genug ist. Eine solche vorübergehende Verbindung mag den Vorfahren der australischen Muriden Gelegenheit geboten haben zur Einwanderung in diesen neuen Kontinent, woselbst sie in spezifischer Weise sich differenzierten und zu hoher Blüte

kamen (vgl. S. 14 und den Abschnitt über Rodentia). Ähnlich erging es den zur Kreidezeit und im frühen Eocän eingewanderten Marsupialia. In erster Linie von „didelphyoidem" Charakter in weitestem Sinne, divergierten diese Einwanderer vermutlich bereits nach verschiedener Richtung hin; jedenfalls enthielten sie bereits den Keim zur Diprotodontie, wie oben dargelegt. Nicht bloßgestellt an den Wettbewerb mit tüchtigeren Monodelphia und vor allem nicht bedroht durch tüchtigere carnivore Feinde, als sie selbst zu produzieren imstande waren, konnten sie sich in ungekannter Weise entfalten und in Stämme auseinanderfallen, die in Lebensgewohnheit und dementsprechendem Körperbau vielfach die Stämme der Monodelphia nachahmten. Des weiteren stellen wir fest, daß fossile Reste derselben meist nicht weiter zurückreichen als bis ins plistocäne Alter. Aus dieser Epoche kennt man zahlreiche Vertreter heutiger Genera, auch einzelne ausgestorbene, die sich aber ungezwungen in heutige Familien einreihen lassen, ohne erhebliches Licht auf deren Phylogenie zu werfen. Manche Arten erreichten gigantische Größe. So + *Nototherium* Owen, + *Diprotodon* Owen und der weit kleinere + *Thylacoleo* Owen, die bereits als Vertreter der Phascolarctidae genannt wurden. Auch Phascolarctus selbst war durch die Riesenform + *Koalemus* De Vis vertreten; ebenso wie Phascolomys außer durch verschiedene plistocäne Arten, von denen Ph. Mitchelli Ow. noch lebt, auch durch die verwandten Genera: + *Phascolonus* Owen, + *Sceparnodon* Owen, die ihn an Größe weit übertrafen. Von plistocänen Phalangerinen sei nur auf + Triclis De Vis gewiesen, vielleicht ein Vorläufer von Hypsiprymnodon, da das Gebiß (nur der Unterkiefer ist bekannt!) mit 1.1.6 noch einen Eckzahn hat, der den modernen Hypsiprymnodontinae und Macropodinae fehlt. In die Verwandtschaft von Diprotodon gehört auch die erst 1921 bekannt gewordene, durch die enorm vergrößerten Jochbogen und deren absteigende Fortsätze sehr auffallende Gattung + *Euryzygoma* Longman aus dem Plistozän Queenslands (Fig. 54).

In jüngster Zeit ist aber durch B. Spencer in + *Wynyardia* Spenc. mit der einzigen, nur in einem Exemplar bisher bekannten Art + W. bassiana Spenc. ein Marsupialier aus der Turitellazone von Tasmanien bekannt geworden. Anfänglich rechnete man diese Schicht dem Eocän, wenigstens dem Oligocän zu, heutzutage aber dem Miocän. Derselbe ist aber außerdem wichtig durch eine Vereinigung von Merkmalen, die teilweise den Polyprotodontia, teilweise den Diprotodontia eigen sind und damit die Ansicht bestärken, daß die australischen Diprotodontia aus primitiven Polyprotodontia sich entwickelten.

Daneben treten aber auch Charaktere auf, die + Wynyardia unterscheiden von heutigen Marsupialia. Spencer nennt namentlich die relativ bedeutendere Größe der Hirnhöhle des Schädels, woraus er schließt, daß + Wynyardia ein größeres Gehirn hatte als die heutigen Marsupialia, was auf einen Rückschritt dieser weisen würde. Dabei hat man sich zu erinnern, daß Wilson und Hill die Meinung verteidigen, daß auch in der Placentation und im Gebiß der Marsupialia eine Rückbildung sich bemerkbar mache. Oben konnten wir aber die Ansicht der genannten Autoren nicht teilen. Und wenn sich auch Rückbildung einzelner Organe verteidigen ließe, so fehlen bisher doch wohl die nötigen Beweisstücke, Rückbildung allgemein für die Marsupialia als solche anzunehmen, namentlich auch gegenüber der hohen und vielseitigen Spezialisierung, welche die Marsupialia in Australien erlangten.

III. Unterklasse: Monodelphia.

Alle Säugetiere, die nicht den Monotrematen oder Marsupialia angehören, werden als Monodelphia zusammengefaßt. Der vielfach übliche Name Placentalia ist nicht mehr zutreffend, seitdem wir wissen, daß auch unter Marsupialia eine Placenta auftreten kann. Früher (S. 3) wurde auseinandergesetzt, daß sich gegen Huxleys Anwendung des Namens Eutheria auf die Monodelphia, zur Andeutung, daß sie unter den Mammalia die höchste Stufe erreichen, dies einwenden läßt, daß Gill ursprünglich unter diesem Namen die Marsupialia und Monodelphia vereinigte und sie damit in Gegensatz zu den Prototheria oder Monotremata brachte in der Weise, wie man erstere auch als Ditremata vereinigt hat.

Die Monodelphia lassen sich durch folgende Merkmale charakterisieren.

Beutel, Beutelknochen und Brutpflege fehlen; als Regel auch eine Kloake. Nur ausnahmsweise zeigt die Scheide noch Andeutung früherer Duplizität und ist auch noch der Uterus doppelt. Die Jungen durchlaufen stets ihre Entwicklung im Uterus, indem sie durch die Placenta mit der Mutter verbunden sind. Prominente Zitzen bilden die Ausmündung der Milchdrüsen. Das terminale Ende des Penis ist einfach. Liegen die Testikel extraabdominal, was meist der Fall ist, so befinden sie sich gewöhnlich in einem postpenialen Scrotum. Die Vasa deferentia beugen sich über die Ureteren auf ihrem Wege zum Sinus urogenitalis. Nur ausnahmsweise fehlt ein selbständiges Foramen opticum; der harte Gaumen hat nur sehr selten Lücken (Vakuositäten). Hat der Unterkiefer einen Processus angularis von einiger Größe, so ist er nicht einwärts gebogen. Die Carotis interna geht durch das Foramen lacerum anterius (medium anderer Autoren) in den Schädel. Die Form des Tympanicum bewegt sich zwischen der eines Ringes und einer aufgeblähten Bulla ossea. Die Wirbelkörper haben Epiphysen, der Atlas stets ein ventrales knöchernes Schlußstück. Das erwachsene Coracoid ist eine Apophyse der Scapula. Letztere hat stets eine Crista scapulae. Außer der ventralen und dorsalen Kommissur tritt stets ein Corpus callosum auf, das die Mantelteile der Großhirnhemisphären verbindet; diese sind glatt oder gefurcht. Stapes meist steigbügelförmig. Den Zapfen der Retina fehlen gefärbte Öltropfen. Hat das Gebiß, dessen ursprüngliche Formel $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4}\ M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$ lautet, keine sekundäre Umformung erlitten, so sind die oberen und unteren I gleich zahlreich. Regel ist, daß Incisivi, Canini und Praemolares, letztere meist mit Ausnahme des ersten, gewechselt werden.

III. Ordnung: Insectivora.

Die Ordnung der Insectivora, wie sie hier aufgefaßt werden, also, um dies gleich hervorzuheben, mit Einschluß der Tupaiidae, umfaßt über 300 recente Tiere von kleiner Statur. Ihre Größe liegt zwischen der von

Solenodon, der reichlich über einen halben Meter Kopf-Rumpflänge hat und der von Pachyura (Sorex) etrusca von nur 40 mm Kopf-Rumpflänge und damit dem kleinsten Säugetier der Gegenwart. Gemeinsam ist ihnen animalische, ausnahmsweise omnivore Nahrung, die vorwiegend aus Insekten besteht; ferner eine meist nächtliche, verborgene Lebensweise und neben zahlreichen adaptiven, viele archaische Merkmale, die sie zu den niedrigsten Monodelphia stempeln. Im übrigen ist ihre Lebensweise und dementsprechende Körperform sehr verschieden. Die Mehrzahl sind durchaus terrestrische Tiere, die sich wie Raubtiere betragen, aber bei niedriger Stellung der Extremitäten wenig schnell sich fortbewegen; andere ahmen, auch im Äußeren, Mäuse nach (Spitzmäuse). Die Tupaiidae sind zum Teil Baumbewohner, die im Verhalten und in Körperform an Eichhörnchen erinnern; während die Chrysochloridae, einzelne Centetidae (Oryzorictes) und die Mehrzahl der Talpidae vorzügliche Gräber sind und dementsprechend Umbildung erfuhren im Bau der Gliedmaßen, der äußeren Nase sowie Rückbildung der Augen und Ohrmuscheln. Verschiedene haben sich an das

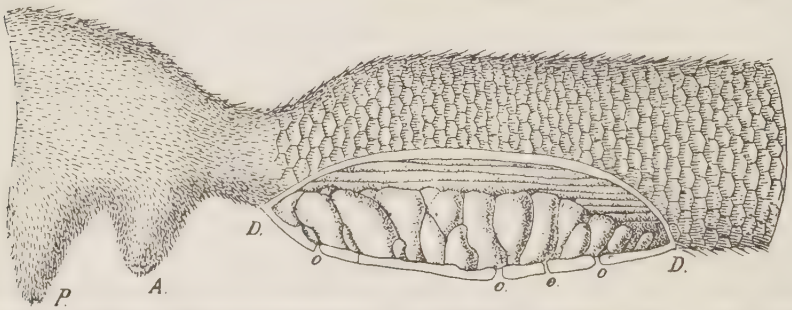


Fig. 55. Vordere Hälfte des Schwanzes von Desmana moschata nach J. F. Brandt, n. Gr. *P* Penis; *A* After. Von *D* bis *D* ist die beschuppte Schwanzhaut weggenommen, um die Schwanzdrüsen bloßzulegen mit ihren Ausführöffnungen *o* durch die Schwanzhaut.

Leben im Wasser angepaßt, was sich äußert in der Entwicklung von Schwimmhäuten zwischen den Zehen bei Desmana (Myogale) und Limnogale; in der Ausbildung eines steifen Haarsaumes an Schwanz und Extremitäten, z. B. bei Crossopus; Zunahme im Umfang des Schwanzes (Desmana); endlich dessen seitliche Kompression zu einem starken Ruderschwanze bei Potamogale und Limnogale. Endlich fehlen auch solche Insectivoren nicht, die sich wie die Känguruhs im Sprunge fortbewegen und deren verlängerte Hinterextremitäten zu starken Sprungbeinen umgebildet sind (Macroscelididae).

Das Haarkleid bietet große Verschiedenheiten. Primitive Zustände in der Form von Dreihaargruppen hinter Schuppen haben sich nur am Schwanze — ausnahmsweise (Hylomys) auch an den Pfoten —, allerdings aber bei sehr verschiedenen Genera (Ptilocercus, Macroscelides, Gymnura, Hylomys, Sorex, Chimarrogale, Desmana, Urotrichus) erhalten, somit ziemlich allgemein. Haargruppen auf dem Rumpfe treten nur ausnahmsweise auf wie bei Erinaceus, Pachyura, Centetes, Ericulus. Meist stehen hier die Haare vereinzelt und ohne Regelmaß. Echte Bündel fand de Meijere nur bei Chrysochloris, welche Gattung ihren Namen dem Irisglanz ihrer Haare entlehnt. Ein Stachelkleid haben die Erinacei und Ericulus; sparsamer ist es ausgebildet bei Centetes, noch mehr bei Hemicentetes.

Der wimperähnliche Haarsaum von Hand und Fuß von Talpa besteht nach Kazzander in ersterer zum Teil aus Sinushaaren.

Alveoläre und tubulöse Drüsen kommen allgemein vor, wenn letztere auch an manchen Körperstellen fehlen. Dafür erreichen die alveolären, z. B. an den Extremitäten von Erinaceus und Talpa, bedeutende Größe und werden mehrlappig. Übrigens sind von Talpa auch tubulöse Drüsen bekannt. Hautdrüsen können sich auch lokal zu umfangreichen Drüsenkörpern vereinigen, deren starkriechendes Sekret wohl in erster Linie zum Schutze dient, da es die Tiere für andere ungenießbar macht.

Als solche gilt die Seitendrüse der Spitzmäuse; sie dient aber nebenher oder wohl an erster Stelle dem Geschlechtsverkehr, da sie nach Stamm zur Brunstzeit beim Männchen viel stärker entwickelt ist. Sie besteht aus einer Anhäufung vergrößerter tubulöser Drüsen an den Seiten des Rumpfes, am Rande mit vergrößerten alveolären Drüsen, die gleichfalls durch Haarbälge ausmünden. Ein Sekret mit ähnlichem zibeth- oder moschusartigem Geruch liefern große Drüsenpakete an der Unterseite der Schwanzwurzel von Desmana (Myogale) moschata (Fig. 55). Es sind mehrere Reihen von Säcken, die durch feine Öffnungen zwischen den Schwanzschuppen ausmünden. Die Wand der Säcke wird durch Drüsenschläuche gebildet, die ihr Sekret in die Höhle des Sackes ergießen. Auch bei geschlechtsreifen Männchen der Macroscelididae finden sich Drüsenanhäufungen, etwa im ersten Drittel der Unterseite des Schwanzes, in einigem Abstand von dessen Wurzel. Es sind vergrößerte tubulöse und alveoläre Drüsen, die auf einem dünnbehaarten Feld ausmünden. Analdrüsen (Fig. 56) treten wiederholt auf, so bei Talpa, Chrysochloris, Solenodon, Potamogale, Myogale, Hylomys, Gymnura u. a.; auch bei den Menotyphla.

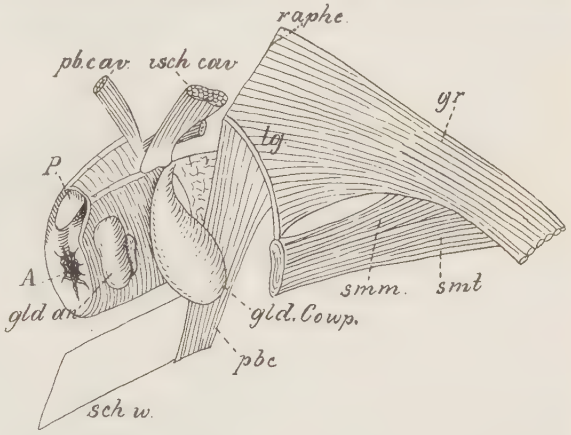


Fig. 56. Chrysochloris, Beckenorgane und Umgebung, vergr. *A* Anus; *gld. an* Glandula analis; *gld. Cowp* Cowpersche Drüsen; *gr* Musc. gracilis; *isch, cav* M. ischio-cavernosus; *lg* Ligamentum pubicum; *P* Penis aus Penisscheide hervorragend; *pbc* M. pubo-coccygeus; *pbcav* M. pubo-cavernosus; *sch, w* Schwanzwirbelsäule; *smm* M. semi-membranosus; *smt* M. semitendinosus.

Die Lage und Zahl der Zitzen ist außerordentlich verschieden, selbst bei nahe Verwandten. Die höchste Zahl erreicht Centetes und Ericulus mit 12 abdomino-inguinalen; dann folgt, um nur einzelne Beispiele zu nennen, Erinaceus mit 10, 1 inguinalem, 3 abdominalen und 1 axillarem Paar; 5 Paar hat auch Potamogale und Crossopus; 4 Paar Talpa, und zwar 1 inguinales, 2 abdominale und 1 thoracales Paar. Die 4 Paar bei Microgale setzen sich zusammen aus 2 inguinalen, 1 thoracalem und 1 axillarem; 3 Paar hat Sorex,

Crocidura und Oryzorictes; Chrysochloris 1 inguinales und 1 thoracales Paar, Solenodon endlich nur 1 Paar, das postinguinal liegt.

Bemerkenswert ist, daß bei verschiedenen Arten, welche verschiedenen Familien angehören, der Schwanz periodisch an Umfang zunimmt durch subkutane Ablagerung von stark riechendem Fette, die zur Brunstzeit ihr Maximum erreicht. Das findet sich bei Condylura, Pachyura.

Ein Greifschwanz kommt nicht vor. Die Hautmuskulatur von Erinaceus, die neuerdings durch Michelsson ausführliche Untersuchung erfuhr, ist ausgezeichnet durch den einzig dastehenden M. orbicularis dorsi. Er bildet einen ovalen dicken Muskelring, welcher den M. caudo-dorsalis umfaßt und mit ihm zusammenhängt. Beide stellen eine gewölbte Kappe (Cucullus Himly) dar, die nur mit der stacheltragenden Haut verlötet, von der unterliegenden Muskulatur durch Fett getrennt ist und zum Schlußakt des Zusammenkugelns befähigt, welches eingeleitet wird durch

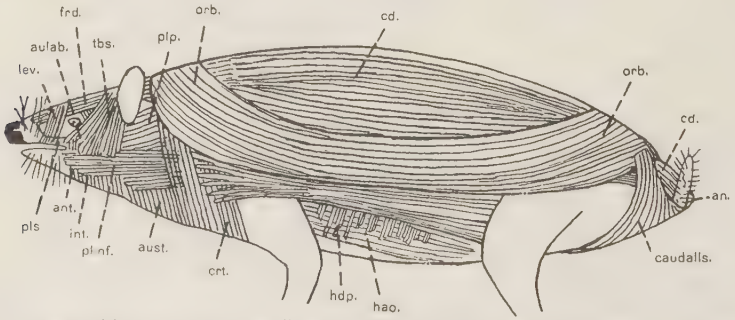


Fig. 57. Oberflächliche Schicht der Hautrumpfmuskulatur des Igels; nach G. Michelsson. *an* Anus; *ant* Sphincter colli anterior; *aulab* M. temporo-buccalis, pars auriculo-labialis; *aust* M. auriculo-sternalis; *caudalis* M. caudo-abdominalis superf.; *cd.* M. caudo-dorsalis innerhalb des M. orbicularis; *cd* M. caudo-dorsalis; schwanzwärts vom M. caudalis; *crt* M. collo-sternalis; *frd* M. fronto-dorsalis; *hao* M. humero-abdominalis pars ventralis; *hdp* die Enden des hinteren Teils des M. humero-dorsalis; *int* M. intermedius; *lev* M. levator labii superioris; *orb* M. orbicularis dorsi; *plinf* Platysma labii inferioris; *plp* Platysma, portio postauricularis; *pls* Platysma labii superioris; *tbs* M. temporo-buccalis, pars superficialis.

komplizierte Aktion der ventralen Skelet- und Hautmuskulatur. Der M. orbicularis ist aus dem M. humero-dorsalis hervorgegangen. Die Wurzeln der Stacheln ragen in ihn hinein, stehen aber in keinem direkten Zusammenhang zu ihm; sie haben glatte Mm. arrectores pilorum.

Der meist langgestreckte flache Schädel kennzeichnet sich im allgemeinen durch die Schmalheit seines Gehirnteils, der nur bei kleinen Formen einige Wölbung hat. Muskelkämme, in erster Linie die Cristae occipitales, in zweiter die Crista sagittalis, sind nur größeren Formen eigen und kombinieren sich namentlich mit omnivorer und carnivorer Nahrung neben der insectivoren, da erstere stärkere Kaumuskulatur fordern. Sie fehlen den Menotyphla mit insectivorer und daneben bei manchen mit frugivorer Diät. Der Gesichtsteil hat Neigung zu starker Verlängerung, namentlich der Intermaxillaria. Interorbitale Einschnürung verbindet sich mit Aufblähung der präorbitalen Gegend durch starke Entwicklung der Ethmoturbinalia. Die Schädelnähte verwachsen bei Talpa, Soricidae und Chrysochloridae fast vollständig. Ein Interparietale kann in der

Jugend auftreten (Erinaceidae, Centetoidea); bei Chrysochloris ein Tabulare (Bd. I, Fig. 45). Nur bei den Tupaiidae werden die Orbitae von einem Knochenring geschlossen, bei Macroscelididae ist der Ring hinten unvollständig, zuweilen selbst ganz offen, doch findet sich dann ein Processus postorbitalis des Frontale. Das gut ausgebildete Jugale reicht vorn bis an das Lacrymale, hinten bis zum Proc. zygomaticus squamosi, ohne aber das Kiefergelenk zu erreichen. Das weite Loch im Jugale von Tupaia wird eingeleitet durch ein kleines Foramen malare bei Ptilocercus und Macroscelididae. Es entspricht dem gleichen Loch im Jugale der madagassischen Lemuroidea (Prosimiae) und ist auch vom eocänen †Notharctus bekannt. Bei allen übrigen Insectivora vereinigt sich Orbita und Temporalgrube vollständig und ist der Jochbogen schwach oder er fehlt wie bei Centetidae, Solenodontidae und Soricidae. Dementsprechend fehlt das Jugale, dessen Rudiment wohl mit dem Processus zygomaticus des Maxillare verschmilzt. Bei Sorex (Crocidura) sacralis fand Peters es wenigstens diesem noch aufsitzend. Rückbildung der Kaumuskulatur, etwaige Rückbildung im Gebiß, läßt sich für diesen Rückgang des Jochbogens nicht anführen. Daß die Ursache eine andere sein muß, zeigt Erinaceus micropus, der nach Anderson und Leche einzig unter 17 Erinaceus-Arten einen defekten Jochbogen hat, da Jugale und die Enden der Processus zygomatici des Maxillare und Squamosum nur durch Bindegewebe vertreten sind. Ganz abweichend und an Monotremata erinnernd ist der kräftige Jochbogen der Chrysochloridae, da er, ohne Jugale, nur durch die Processus zygomatici von Maxillare und Squamosum dargestellt wird. Das Lacrymale der Menotyphla hat einen ausgedehnten facialen Teil. Demgegenüber ist derselbe bei Erinaceidae stark reduziert und bei den übrigen Lipotyphla geschwunden, so daß das Lacrymale ein schmaler orbitaler Knochen ist. Das Foramen lacrymale liegt stets marginal. Dorsaler oder ventraler je nach der Ausbildung des Foramen infraorbitale und der Weite des entsprechenden Kanales, die im allgemeinen eine bedeutende ist, entsprechend dem Umfang des Ramus maxillaris des Trigeminus. Dieser ist ein erheblicher wegen der stark entwickelten Tastborsten der Schnauze, die er zu bedienen hat. Dies ist namentlich bei Potamogale auffallend.

An Marsupialia erinnernd, aber vermutlich sekundärer Natur, zeigt der harte Gaumen bei Erinaceus, den Talpidae, Macroscelididae und Tupaia ein paar Fenster im Palatinum. Letzteres endet in einer erhöhten Querleiste, die auch bei Tupaia vorkommt, ebenso wie hintere Foramina palatina. Sein vertikaler Teil ist, im Gegensatz zu Marsupialia und Carnivora, durch das Maxillare von der Orbita ausgeschlossen. Bei den Tupaiidae hingegen ist die Orbitalplatte des Palatinum verhältnismäßig ausgedehnt, so daß sie innerhalb der Orbita Frontale und Maxillare trennt. Die Fossa pterygoidea fehlt meist; wo sie vorkommt, wie bei Erinaceus, Desmana, Tupaiidae, ist sie flach. Die Fossa meso(inter)pterygoidea setzt sich bei Centetidae und Erinaceidae nach hinten fort in eine Aushöhlung des Basisphenoid, die bei Erinaceus sehr tief und mit Schleimhaut des Naso-pharyngeal-Raumes bekleidet ist.

Die Tympanalgegend zeigt bei den Lipotyphla äußerst primitive Zustände. Die Paukenhöhle ist eine offene Grube, die begrenzt wird von den Processus tympanici des Petrosum, Squamosum, namentlich aber — und im Gegensatz zu den Marsupialia — des Basisphenoid, weniger des

Alisphenoid, sowie durch den seitlich oder hinten offenen Ring des Tympanicum, der mehr oder weniger horizontal gelagert ist. Nur bei einzelnen Talpinae und den Chrysochloridae wächst er zu einer Bulla aus. Bei letzteren läßt sich dieser Zustand vom Zustand niederster Centetidae (Oryzorictes) herleiten. An die ringförmige Umleistung der Paukenhöhle durch die obengenannten Proc. tympanici schließt sich nämlich das anfänglich ringförmige Tympanicum an, das später damit verwächst, aber erst im erwachsenen Tier zu einer tympanalen Bulla wird. Leche bezweifelt die Homologie derselben mit der flachen Bulla von Talpa.

Als Rückbildung ist zu beschauen, daß bei den Soricidae die Bildung der Proc. tympanici unterblieb, auch die Verknöcherung in der dorsalen Wand der Paukenhöhle, wo statt ihrer eine Membran den Raum zwischen Alisphenoid und Petrosum schließt, so daß im mazerierten Schädel ein ungeheures Foramen lacerum anterius erscheint. Eine tympanale Öffnung für die Tuba ebenso wie eine knöcherne Tuba fehlt hier demgemäß. Wo das Tympanicum eine Bulla formt, wächst es auch zu einem längeren Gehörgang aus, sonst bildet es höchstens die Anlage desselben. Nebenhöhlen der Paukenhöhle können auftreten. Stets verläuft die Carotis durch die Paukenhöhle (S. 104), auch ist stets eine Arteria stapedia vorhanden; ersteres führt van Kampen auf die Beteiligung des Basisphenoid an der Begrenzung der Paukenhöhle zurück.

Fig. 58. Myosorex johnstoni. Nach Dobson $\frac{1}{1}$.

Im Gegensatz zu den Lipotyphla tritt bei Menotyphla ein Entotympanicum auf, das bei Tupaiidae allein, bei Macroscelididae zusammen mit dem Tympanicum eine Bulla bildet. Bei ersteren liegt innerhalb der einzig durch das Os bullae (Entotympanicum) formierten großen Bulla das Tympanicum, welches das Trommelfell trägt und die Ringform bewahrt hat, größtenteils frei: ein Zustand, der übereinstimmt mit dem der madagassischen Lemuroidea (Prosimiae). An der Bildung der Bullae der Macroscelididae, die übrigens so groß sind, daß sie einander fast berühren, beteiligt sich überdies auch das Basisphenoid und Petrosum. Die Art dieser Beteiligung ist übrigens auch insofern eine wichtige, als in ihr ein Insectivoren-Merkmal zum Ausdruck kommt. Bei den Tupaiidae ist medianwärts von der Bulla an der Basis cranii das Petrosum sichtbar, sowie das Mastoid oberhalb der Bulla an der Seitenwand des Schädels. Bei ihnen beteiligt sich das Alisphenoid an der Bildung des Daches der Trommelhöhle.

Das Foramen opticum ist in der Regel ein selbständiges Loch im Orbitosphenoid; äußerst klein ist es bei Chrysochloris, umfangreich bei Tupaia. Wo es fehlt, wie bei Microgale, den Oryzorictinae, Rhynchocyon, Macroscelides, einzelnen Talpidae und individuell bei Potamogale und Sorex, geht der Nervus opticus durch das Foramen sphenorbitale (Fissura orbitalis superior). Hierin wird bei Lipotyphla, aber auch bei Ptilocercus, das Foramen rotundum aufgenommen. Ein Foramen ovale und ein Alisphenoidkanal ist den Insectivora eigen, fehlt aber Chrysochloris. So auch das Foramen postglenoideum. Hinter demselben liegt der Processus postglenoideus, der mit dem Proc. posttympanicus vereinigt sein kann und meist an der Innenseite der Fossa glenoidea squamosi liegt. Letztere schaut

bei den Lipotyphla meist schräg nach außen; an ihrer Bildung beteiligt sich bei Macroscelides auch das Jugale wie bei Marsupialia.

So bietet der Schädel Merkmale, die ihn mit primitiven Zuständen verbinden, neben anderen, die nach verschiedener Richtung zu höheren Monodelphia hinführen. Dies gilt auch für den Unterkiefer. Seine Condyli sind im allgemeinen quer walzenförmig, ihre Achsen konvergieren nach vorn im Gegensatz zu den Carnivora, desgleichen die Fossae glenoideae. Mit mesozoischen Säugern hat der Condylus bei manchen Centetidae gemein, daß er so niedrig ist, daß er im Niveau der Kaufläche liegt. Die Symphysis mandibulae ossifiziert nur selten. Bei Spitzmäusen ist sie eine Syndesmose, wo nicht ein Halbgelenk, das eine beschränkte rotatorische Bewegung um die Längsachse des Unterkiefers gestattet. Letzterer fällt auf durch den zarten, graden, griffelförmigen Proc. angularis. Mehr noch durch den gewaltigen Proc. condyloideus, der zwei getrennte walzenförmige Gelenkflächen hat, von denen die obere größere mit der Gelenkfläche am Squamosum, die untere kleinere mit einer Gelenkfläche am Proc. postglenoideus artikuliert. Durchgehends ist ein Processus angularis gut, zuweilen stark entwickelt, bei einzelnen Erinaceidae ist er etwas einwärts gebogen.

Über die Lage der Kondylen des Hinterhauptes und dessen Haltung vgl. Bd. I, S. 58.

Die Zahl der Thoraco-Lumbalwirbel variiert zwischen 19 und 24, wobei zu bemerken ist, daß die Zahl der Brustwirbel bei Centetes auf 19, bei Chrysochloris selbst bis auf 20 steigen kann. Umgekehrt kann die der Sakralwirbel bei Solenodon und Microgale longicaudata auf 2 sinken. Bei dieser Art erreichen die Schwanzwirbel mit 47 eine der höchsten Zahlen unter Säugern, während sie bei anderen (Centetes, Erinaceus usw.) auf eine geringe Anzahl verkümmert sind. Intercentra kommen vor (I, S. 109). Bei Talpa verschmelzen der 2., 3. und 4. Halswirbel. Dies zielt wohl ab auf bedeutendere Stärke der Halswirbelsäule, entsprechend dem Druck, der beim Graben in der Richtung vom Kopfe her auf sie ausgeübt wird, ähnlich wie beim maulwurfartigen Nager Siphneus der 3. bis 7. Halswirbel ankylosieren.

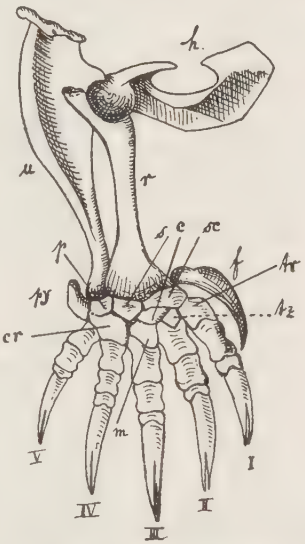


Fig. 59. Vorderextremität von Talpa. *h* Humerus; *u* Ulna; *r* Radius; *sc* Scaphoid; *s* Lunatum; *p* Triquetrum; *py* Pisiforme; *tr* Trapezium; *tz* Trapezoid; *c* Centrale; *m* Capitatum; *cr* Hamatum; *f* Falciforme; *I*—*V* Digiti.

Der Schultergürtel hat häufig niedrige Zustände bewahrt im sogenannten Episternalapparat, Praeclavium (I, Fig. 93); die Clavicula fehlt nur bei Potamogale. Einzig unter Säugetieren ist sie bei den Talpidae mit dem Humerus gelenkig verbunden. Beide Knochen haben eine viereckige Form mit starken Fortsätzen für die kräftigen Muskeln, auch hat der Gelenkkopf des Humerus oder besser wohl das Tuberculum majus eine besondere Facette für die Schlüsselbeinverbindung (I, Fig. 99). Es ist eine Anpassung an die grabende Lebensweise in äußerst beschränktem Raume, die kräftige Gliedmaßen forderte, welche dabei aber seitlich nicht

viel vorspringen durften. Verkürzung der Claviculae, Verlängerung des Manubrium sterni gestattet deren Verlagerung noch in dem schmalsten Teil des Körpers und deren Verschiebung nach einwärts [Dobson]. Ein Foramen entepicondyloideum ist meist vorhanden. Nur bei Rhynchocyon und Oryzorictes tetradactylus fehlt der Daumen; bei Chrysochloris der 5. Finger. Auch hat bei Chrysochloris obtusirostris, nach Peters, Finger I und II zwei Phalangen, Finger III nur eine, Finger IV eine bis zwei. Artliche Unterschiede scheinen aber nicht ausgeschlossen. Bei diesem Geschlecht ist die Hand schmal, mit enormer Verlängerung der Mittelklaue, ähnlich wie bei den Spalacidae (Nagetiere) und bei Notoryctes (Marsupialia), die alle in sandigem Boden Gänge graben. Bei den Maulwürfen aber, die in weichem Boden graben, ist die Hand verbreitert, zu welchem Zwecke das radiale karpale Sesambein als Os falciforme sich ausbildete (I, S. 134). Der Carpus hat meist ein Centrale, anderenfalls verwächst es mit dem Scaphoid. Scaphoid und Lunatum können verschmelzen (Erinaceidae, Oryzorictinae, Potamogale, Solenodon, Tupaia)[1]). Auffallende Veränderungen erfährt die zweite Karpalreihe bei Chrysochloris. Sie hat nur Capitatum und Hamatum; Trapezium und Trapezoid fehlen als solche und sind wohl mit dem Metacarpale I und II verschmolzen, die ihrerseits wenigstens teilweise mit dem Naviculare artikulieren. Als Unicum unter Tetrapoden ist bei Chrysochloris im Musc. flexor digitorum profundus ein umfangreicher Sehnenknochen ausgebildet.

Fig. 60. Becken von Talpa europaea von der Ventralseite; ohne Symphyse. *1* Acetabulum.

Einzig unter Säugetieren mit normalen Hinterextremitäten und dementsprechend vollständigem Becken fehlt bei Talpidae und Soricidae in beiden Geschlechtern die Symphyse (I, S. 141), so daß das Becken ventral ganz offen ist und Mastdarm und die peripheren Teile der Urogenitalorgane bei dem geringen Umfang der Beckenhöhle ganz außerhalb derselben liegen unter der Haut (Fig. 60). Allerdings begegnen wir dem gleichen Zustand bei Geomys (Nagetiere), aber nur beim Weibchen, bei dem zur Zeit der Geschlechtsreife die schmale Symphyse aufgelöst wird. Bei Tupaiidae und Macroscelididae dagegen wird die lange Symphyse in gewohnter Weise durch Pubis und Ischium gebildet. Zwischen diesen äußersten liegt der Zustand der übrigen Insectivora, bei denen die Pubes bereits so stark divergieren, daß die schmale Symphysis nur durch die Epiphysen der Pubes zustande kommt. Abgesehen von Centetes, Hemicentetes und Solenodon haben die Lipotyphla einen Trochanter tertius, oder er ist als Leiste angedeutet;

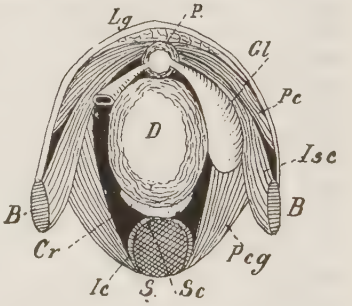


Fig. 61. Querschnitt durch den Beckenausgang von Chrysochloris, ungefähr × 4. *B* Becken; *Cr* Musc. caudo-rectalis; *D* Darm; *Gl* Glandula Cowperi; *Ic* Musc. ilio-coccygeus; *Isc* M. ischio-cavernosus; *Lg* Ligamentum pubicum; *P* Penis quer durchschnitten; *Pc* M. pubo-cavernosus; *Pcg* M. pubo-coccygeus; *S* Schwanzwirbelsäule; *Sc* Musc. sacro-coccygeus.

1) Bei Ptilocercus dagegen bleiben sie getrennt [Le Gros Clark 1926].

bei Tupaia fehlt er. Bei den Soricidae, Talpidae, Erinaceidae und manchen Centetidae und Macroscelididae sind die Tibia und Fibula distalwärts, öfters über die Hälfte ihrer Länge, verschmolzen. Der Unterschenkel gelenkt bei Tupaiidae und Centetoidea nur mit dem Talus; nur bei Potamogale und den übrigen Lipotyphla hat die Fibula auch eine Artikulation mit dem Calcaneus.

Bei Chrysochloris beträgt die Zahl der Phalangen im Fuße nur zwei für jede Zehe. Zusammenfassend können wir also feststellen, daß Hand und Fuß ursprünglich pentadaktyl sind, mit den 3 mittleren Fingern und Zehen nur insofern ungleich, als der 3. der längste ist. Pollex und Hallux sind niemals opponierbar, höchstens spreizbar; das gilt auch für die arboricolen Tupaiidae. Sie sind stets plantigrad. Vielfach tritt ein Praepollex auf. Dieser Typus erfuhr adaptive Änderungen. Der Einfluß der aquatilen Lebensweise (Limnogale, Potamogale, sowie die aquatilen Talpidae und Soricidae) äußert sich in der integumentalen Bekleidung. Bei Potamogale in der Syndaktylie der Zehe II und III, die übrigens nach Leche embryonal erst spät auftritt; bei den übrigen durch Schwimmhäute oder Wimperbesatz der Fußränder.

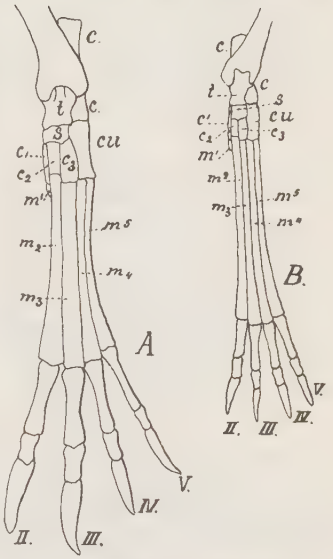


Fig. 62. A Fuß von Rhynchocyon Cirnei; B von Petrodomus, nach Peters; *t* Talus; *c*, *c* Calcaneus; *S* Scaphoid; *cu* Cuboid; c_1, c_2, c_3 die 3 Cuneiformia; m_{1-5} Metatarsale 1—5; *II*—*V* 2. bis 5. Zehe.

Viel tiefer reicht der vielseitige Einfluß der Grabfunktion. Die vielfach auftretenden vergrößerten Scharrkrallen erhalten bei den Talpidae besondere Befestigung durch Spaltung der Nagelphalangen. Die Verbreiterung der Hand, die Ausbildung des Os falciforme und die gewaltigen Umänderungen der proximaleren Teile der Vorderextremität dieser Gräber kam schon zur Sprache. Sie werden stufenweise eingeleitet durch entsprechende Umänderungen bei den Desmaninae (Mygalinae). Viel weiter gehen dieselben bei den oben besprochenen Chrysochloridae, folgen dabei aber anderen Bahnen, welche auffallende Konvergenzen mit den Notoryctidae (Marsupialia) aufweisen. Eine bei Gräbern allgemeiner vorkommende Erscheinung ist der Verlust des Daumens bei Oryzorictes tetradactylus und bei Rhynchocyon.

Entsprechend der hüpfenden Bewegung sind bei Macroscelididae Unterschenkel und namentlich der Mittelfuß stark verlängert (Fig. 62). Unter letzteren fehlt bei Rhynchocyon und Petrodomus der Hallux, der sonst stets vorhanden ist.

Das Muskelsystem der Lipotyphla erfuhr namentlich durch Leche, das der Menotyphla durch Carlsson und ganz neuerdings durch Le Gros Clark Bearbeitung. Letzterer kommt dabei zu dem taxonomisch und phylogenetisch wichtigen Resultat, daß die Muskulatur von Tupaia sehr auffallende Übereinstimmung mit derjenigen der Lemuroidea zeigt und dem-

entsprechende Unterschiede von den Lipotyphla. Wo das Gegenteil statt hat, handelt es sich um primitive Verhältnisse, denen wir auch anderwärts hier und da begegnen.

Bezüglich des Gehirns kommt der genannte Verfasser zu ähnlichem Resultat. Es ist zwar in seiner allgemeinen Bildung wesentlich primitiv daneben aber zeigt es Rückbildung in der Geruchssphäre und entsprechende Ausbildung der feineren Teile, die zum Sehapparat in Beziehung stehen Seine Großhirnhemisphären (Fig. 64) sind klein, birnförmig und furchenlos, mit Ausnahme einer Fissura ectorhinalis. Auch das Cerebellum ist ursprünglich; das Hirngewicht ungefähr $\frac{1}{26}$ des Körpergewichtes. Sein wesentlicher Unterschied vom Gehirn der Lipotyphla und der Macroscelididae das durch E. Smith untersucht wurde (Fig. 63), liegt in der geringeren Ausbildung des Rhinencephalon. Trotzdem gehört es, wie das aller Insectivora zu den lissencephalen, makrosmatischen Gehirnen, in welchen der Lobus olfactorius und Lobus hippocampi scharf abgegrenzt sind durch die Fissurae rhinales vom Hemisphärenmantel und bei denen das Rhinencephalon sehr ausgedehnt ist. Die Hemisphären sind so kurz, daß sie niemals das Cerebellum, häufig auch nicht die Corpora quadrigemina bedecken.

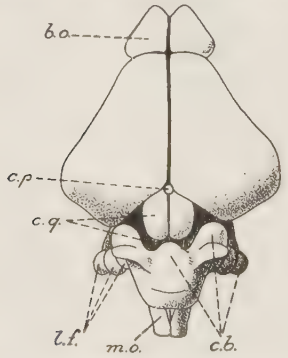


Fig. 63. Macroscelides proboscideus. Gehirn von oben. Nach Elliot Smith × 2. *bo* Bulbus olfactorius; *cb* Cerebellum; *cp* Corpus pineale; *cq* Corpora quadrigemina; *lf* Lobus flocculi; *mo* Medulla oblongata.

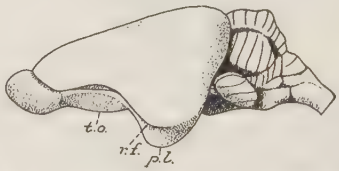


Fig. 64. Tupaia minor. Seitenansicht des Gehirns. Nach Le Gros Clark. *pl* Lobus pyriformis; *to* Tuberculum olfactorium, oberhalb desselben die Fissura ectorhinalis *rf*.

Unter Monodelphia bleibt das Gehirn der Insectivoren auf niedrigster Stufe stehen und nähert sich am meisten dem Gehirn der Marsupialia. Ziehen weist namentlich auf die Übereinstimmung im Hirnbau bei Erinaceus und Perameles hin, die nicht Konvergenzerscheinung sein könne.

Nicht ohne Einfluß auf den Großhirnmantel bleibt die Rückbildung der Augen bei den grabenden Chrysochloridae und Talpidae. Ihr Maximum erreicht sie wohl bei Chrysochloris. Hier zieht die behaarte Haut über das Auge, dessen kegelförmige Cornea in das Corium vorspringt, welche zu deren Aufnahme eine Aushöhlung aufweist. Auch weicht an dieser Stelle die Hautmuskulatur auseinander. Das Auge liegt über dem Levator labii superioris proprius. Der Nervus opticus läuft längs dem Vorderrand der Glandula orbitalis und biegt alsdann unter den Musculus temporalis. Augenmuskeln fehlen, desgleichen eine Macula lutea und Fovea centralis, was für die diurnale Retina der Tupaiidae hervorgehoben zu werden verdient, da man diese Familie zu den Primaten in engere genetische Beziehungen gebracht hat (Fig. 65).

Auch im Gehörorgan ist der Einfluß der unterirdischen Lebensweise der Chrysochloridae und Talpidae bemerkbar. Die Ohröffnung ist im Pelze versteckt, die Ohrmuschel springt nicht mehr vor. Drei Stadien ihrer Rückbildung zeigen untenstehende Abbildungen von drei Chrysochloris-Arten (Fig. 66). Die mittlere und innere Ohrsphäre ist stets gut entwickelt. Auffallend ist, daß bei Erinaceidae und Centetidae der Processus gracilis des Hammers sehr breit ist und durchbohrt wird durch die Chorda tympani. Bei Erinaceidae, Talpidae und Soricidae zieht die Arteria mandibularis, ein Ast der Carotis interna, zwischen den Schenkeln des Stapes hindurch zur Orbita und Kiefergegend (Fig. 68). Er entspricht der Arteria stapedia, die embryonal auch bei anderen Säugetieren zwischen den Steigbügelschenkeln passiert. Bei den genannten Insectivora ist dieser Zustand aber bleibend, mit der Komplikation, daß die Wand dieser Arterie verknöchert und daß diese Knochenröhre (Pessalus), die aber bei Erinaceus fehlt und bei Talpa resorbiert wird, ehe das Tier erwachsen ist, den Steigbügel in seiner Lage festlegt. Van Kampen fand ihn auch beim jugendlichen Tupaia. Zur Fig. 68 sei noch bemerkt, daß nach Tandler die Art. meningea einen Ramus superior der Art. stapedia darstellt. Daneben besteht ein nicht angedeuteter Ramus inferior, der die Trommelhöhle verläßt, um zum Kiefergelenk zu ziehen. Er scheint allen Insectivora, auch den Menotyphlen, zuzukommen [Le Gros Clark], während er den Lemuroidea fehlt.

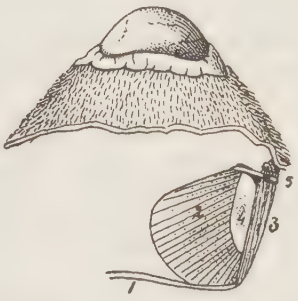


Fig. 65. Kopfende, vorn mit der verhornten Nasenspitze, von Chrysochloris aurea nach Wegnahme der Haut und der Hautmuskulatur, ungefähr × 2. *1* Crista occipitalis; *2* Musc. temporalis; *3* Musc. levator labii superioris proprius; *4* Glandula orbitalis; *5* Auge mit dem Nervus opticus, der weiterhin unter den M. temporalis wegbiegt; Auge und Nerv, soweit sichtbar, ungefähr 3 mm lang.

Wie schon hervorgehoben, weist bereits das Gehirn alle Insectivora als makrosmatische Tiere aus. Der Bau des peripheren Geruchsorgans ist

Fig. 66.

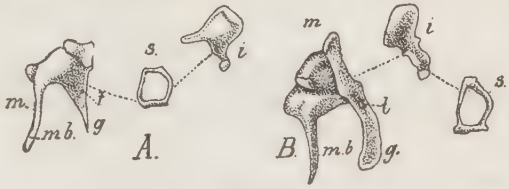


Fig. 67.

Fig. 66. Äußeres Ohr von drei Arten von Chrysochloris.

Fig. 67. Gehörknöchelchen von A Centetes ecaudatus; B Erinaceus europaeus, nach Doran. *m* Malleus; *i* Incus; *s* Stapes; *mb* Manubrium mallei; *g* Processus gracilis; *t* Foramen chordae tympani.

dementsprechend. Im allgemeinen (Erinaceus, Talpa, Sorex, Tupaia, Centetes nach Paulli) kommen 5 Riechwülste vor, die 4 Endoturbinalia entsprechen, da das zweite sich teilt. Auch Ectoturbinalia fehlen nicht; ihre Zahl ist bei Tupaia 2, bei den übrigen höher. Den Zustand bei Chrysochloris zeigt Fig. 69, auch die Größe des Nasoturbinale, dessen vom Frontale

geliefertes Stück bereits eingerollt ist. Pneumatizität in Verbindung mit der Nasenhöhle tritt auf im Maxillare, Frontale, Praesphenoid, zuweilen auch im Lacrymale. Auch das Pterygoid kann bei Talpinae aufgebläht sein und das Basisphenoid spongiös. Bezüglich des Jacobsonschen Organs kam Broom (1915) zum Resultat, daß es bei Tupaia und Macroscelides nach genau demselben Typus gebaut sei und daß dieser eng mit dem der diprotodonten Marsupialia übereinstimme. Demgegenüber sei es bei Gymnura und Erinaceus nach dem Typus der meisten Monodelphia gebaut. Es ist aber gewagt,

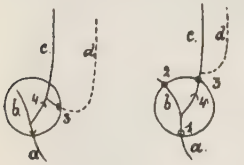


Fig. 68. Arterien der Trommelhöhle, die durch den Kreis dargestellt ist. Links von Sorex, rechts von Talpa; nach Winge. *a* Carotis, die in die Trommelhöhle eintritt; *b* Carotis interna; *c* Art. maxillaris interna; *d* A. meningea media, in der Schädelhöhle punktiert dargestellt; *1* Öffnung für die Carotis externa; *2* für die Carotis interna; *3* Foramen spinosum; *4* Stapes.

auf dieses Organ weitgehende Schlüsse aufzubauen, wie die Soriciden abermals beweisen, die nach Ärnbäck ebenfalls verschiedene „Marsupialier-Merkmale" aufweisen.

Die äußere Nase ist häufig, zusammen mit der Oberlippe, verlängert (Bd. I, Fig. 163). Diesbezüglich erreicht Rhynchocyon das Maximum. Die wie Gewehrläufe nebeneinanderliegenden Nasenröhren sind eine Fortsetzung der Alinasal-Knorpel, durch eine Verlängerung des Septum nasi getrennt. Um ihre Bewegbarkeit zu erhöhen, sind diese Knorpelröhren gewissermaßen segmentiert.

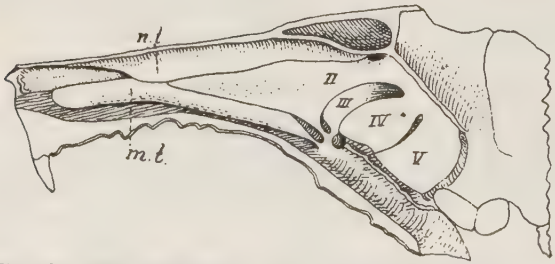


Fig. 69. Medianschnitt durch die Nasenhöhle von Chrysochloris aurea. *nt* Naso-turbinale; *mt* Maxillo-turbinale; *II, III, IV, V* Riechwülste der Endoturbinalia. Oben Sinus frontalis mit der Lamina ethmoidalis. × 4.

Starke Lippen-(Rüssel-)Muskeln heften sich an dieselben. Ähnliche Einrichtung, nur bescheidener, findet sich bei Macroscelides, Petrodomus, den Soricidae und auffallend bei Desmania (Mygale). Bei Talpa und Verwandten, wo die äußere Nase beim Graben vielen mechanischen Insulten ausgesetzt ist, wird sie durch ein auch von anderen Säugern bekanntes Os praenasale gestützt. Chrysochloris begnügt sich zu dem Zwecke mit einem dicken hornigen Schild, das die Schnauzenspitze bedeckt und die Nasenlöcher enthält. Bei Condylura, einem maulwurfartigen Tiere Nord-Amerikas, das sich aber mehr in sumpfigen Gegenden aufhält, ist die flache Rüsselscheibe, in deren Mitte die Nasenlöcher liegen, von bis 22 kegelförmigen randständigen Anhängen versehen, welche Tastorgane enthalten (Fig. 70).

In den Kreis der Hautsinnesorgane gehören die meist sehr stark entwickelten facialen Vibrissae (S. 97), denen sich auch carpale und tarsale Vibrissae zugesellen können.

Das Gebiß besteht ausschließlich aus heterodonten Wurzelzähnen. Ein Milchgebiß tritt stets auf, allerdings in sehr verschiedener Ausbildung.

Letztere ist eine hohe, bei den Centetoidea, da in deren Milchgebiß die verkalkten Zähne ebenso zahlreich sind wie ihre Äquivalente im Ersatzgebiß; nur wird bei Centetes und Hemicentetes I_3 nur einmal gebildet, fällt bei Centetes zusammen mit den Milchzähnen aus und ist überhaupt meist klein. Hierbei läßt Leche, dem wir neben Dobson und Woodward vornehmlich unser Wissen über das Gebiß der Insectivora verdanken, es unentschieden, ob id_3 persistiert ohne einen Nachfolger zu haben. Im Milchgebiß von Solenodon fehlt Pd_2. Von diesen Ausnahmen abgesehen lautet aber die Gebißformel der Centetoidea meist $I \frac{123}{123} C \frac{1}{1} P \frac{234}{234} M \frac{123}{123}$; hiervon weichen die Tupaiidae nur im Fehlen von I^3 ab. (Weitere Gebißformeln s. unten). Bei Centetidae und Chrysochloridae hat der Zahnwechsel so spät statt, daß das Milchgebiß mit den Molaren zusammen funktioniert und es bei Hemicentetes und Ericulus erst im erwachsenen Zustand abgeworfen wird. Über den Zahnwechsel von Erinaceus wurde ausführlich in Bd. I, S. 258 gehandelt. Er ist auf dem Wege der Reduktion. Hierbei ist Erinaceus bereits weiter gefördert als Gymnura und diese wieder weiter als die dritte recente Erinaceidengattung Hylomys. Letztere hat noch einen fast vollständigen Zahnwechsel und schließt sich auch in anderer Beziehung an primitivere ausgestorbene Erinaceidae an [Leche]. Die Neigung zur Monophyodontie, die der übrigens so primitive Erinaceus verrät, ist somit eine modernere Differenzierung. Unter Talpidae finden sich verschiedene Grade der Reduktion des Milchgebisses. Bei Talpa ist es zwar noch vollständig, aber seine Komponenten sind rudimentär, stiftförmig, brechen aber noch durch, selbst so, daß Pd_1 nach Woodward und Sicher dem Ersatzgebiß einverleibt wird und dort als P_1 funktioniert. Auch bei Scalops und Condylura ist es fast vollständig, wird aber resorbiert ohne das Zahnfleisch zu durchbrechen. Umgekehrt unterscheidet es sich bei Urotrichus durch lange Persistenz, so daß es zusammen mit den Molaren funktioniert [Leche]. Bezüglich des umstrittenen Gebisses der Soricidae ist Fräulein Ärnbäck aus ihren embryologischen Befunden zu folgender merkwürdiger Zahnformel bei Sorex araneus gekommen $I \frac{12345}{1234} C \frac{1}{(1)} P \frac{1234}{12(3)4} M \frac{123}{123}$. Wir können hier nur andeuten, daß im funktionierenden Gebiß nur 32 Zähne vorkommen, die gewöhnlich gedeutet werden als $I \frac{123}{1} C \frac{1}{1} P \frac{234}{4} M \frac{123}{123}$, wobei $I \frac{123}{}$ den $I \frac{345}{}$ von Ärnbäck entsprechen würden, da sie ihre $I \frac{12}{}$ als Rudimente, die unterdrückt werden, bezeichnet. Über die Deutung von C und P herrschte stets Unsicherheit. Der obere C soll nach einigen nur vorübergehend bestehen und im bleibenden Gebiß durch P^1 vertreten sein; das soll auch bezüglich des unteren C der Fall sein. Jedenfalls bringen nicht alle Milchzähne es zur Verkalkung, durchbrechen aber höchst wahrscheinlich niemals das Zahnfleisch, sondern gehen vor der Geburt zugrunde.

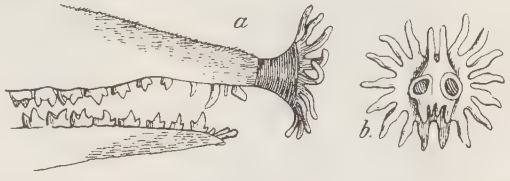


Fig. 70. Rüssel von Condylura von der Seite (a) und von vorn (b), nach Gervais.

Es fordert weitere Studien, ehe man mit Ärnbäck annehmen kann, daß einzig unter Monodelphia bei Sorex araneus und wahrscheinlich auch bei Neomys fodiens mehr als 3 I in beiden Kiefern angelegt werden. Von dieser uns nur von Marsupialia bekannten Polyprotodontie ist denn auch bei Crocidura russula nichts bekannt. Wir begnügen uns mit der Tatsache, daß bei Sorex ein vollständiges Ersatzgebiß wenigstens angelegt wird. Im Unterkiefer kommt von Incisivi nur der phänomal große horizontale einzige I vor, der nach Ärnbäck der 4., nach anderen der 1. sein soll.

Im bleibenden Gebiß (Fig. 71) fällt die Neigung auf, den oberen I^1 stark zu entfalten; desgleichen häufig unten I_2, wobei I^1 reduziert wird bis zu völligem Schwunde: letzteres bei Erinaceus und Urotrichus. Der Caninus, der — historisch gesprochen — ursprünglich eckzahnartig (caniniform) ist, kann sich hierbei in zweierlei Richtung verändern; entweder wird er schneidezahnartig (Fig. 71) oder er nähert sich der Form der Praemolares (Fig. 72). Die letztere Form, somit niedrige Krone, erhält er z. B. bei Ericulus, Petrodromus, Rhynchocyon und individuell auch bei Erinaceus. Da diese Veränderungen somit bei verschiedenen Insectivoren-Abteilungen

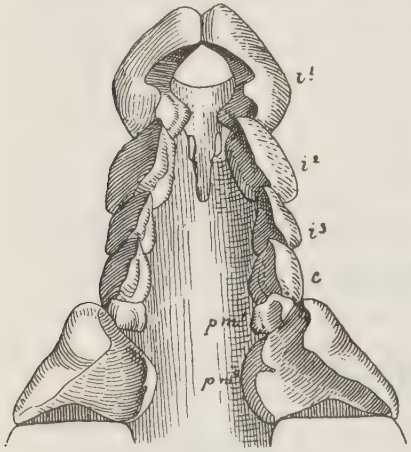


Fig. 71. Oberes Gebiß von Crocidura montana. Nach Dobson. i^{1-3} Incisivi; *C* Caninus; pm^1, pm^4 1. und 4. Praemolaris, nach anderer Deutung ist pm^1 der 3. Prämolar.

Fig. 72. Caninus und 2. Praemolaris von vier Individuen von Erinaceus europaeus. $\frac{1}{1}$. Nach Leche.

auftreten, beweist dies die Allgemeinheit der Erscheinung. Sie geht vergesellschaftet mit einer verschiedengradigen Rückbildung der übrigen Antemolaren. Das Maximum in dieser Richtung erreichen die Soriciden (Fig. 71, 73). Hier wird der Caninus so schneidezahnartig, daß für diese Familie 4 obere I angenommen wurden, in Abweichung von allen recenten Monodelphia und in Übereinstimmung mit den polyprotodonten Marsupialia. Winge und Woodward wiesen aber nach, daß $I^{\frac{1}{1}}$ nur ein Caninus sei (s. oben). Letzterer ist veränderlich, was seine Lage zur maxillo-intermaxillaren Naht betrifft, wie für Insectivora bereits in Bd. I auf S. 242 hervorgehoben wurde. So ist auch bei Talpa der 4. untere Zahn im Milchgebiß eckzahnartig, sein Ersatzzahn erscheint aber als Schneidezahn, während der 5. Antemolar $P_{\bar{1}}$ die Eckzahnform im bleibenden Gebiß annimmt. Letzteres bahnt sich nach Leche erst bei Talpa Meyeri im Miocän an. Die Soriciden illustrieren gleichfalls die Rückbildung der Antemolaren im Gebiet der Prämolaren, wie Dobsons Figuren von Soriculus darlegen (Fig. 73). Fraglich ist, wie die Erscheinung aufzufassen sei, daß bei Petrodromus, Rhynchocyon, Ericulus mit niedriger Krone des Eckzahns, bei Gymnura und Talpa mit

hoher Krone des Eckzahns 2 Wurzeln auftreten, bei Centetes und Hemicentetes mit sehr hoher Krone nur eine Wurzel. Letzteres ist das bei Säugern allgemein vorkommende Verhalten. Vielleicht darf in der Zweiwurzeligkeit ein primitives Merkmal gesehen werden, da auch bei niedrigsten mesozoischen Säugern der obere C zweiwurzelig sein kann. Dies ist aber nicht stets der Fall. Für Erinaceus, wo der obere C 1 oder 2 Wurzeln haben kann, weist Leche nach, daß der Besitz von 2 Wurzeln das Primäre ist, da alle bekannten eocänen und miocänen Erinaceidae 2 Wurzeln haben.

Das Gebiß enthält in maximo 44 Zähne wie bei Gymnura und Talpa europaea. Die Formel des letzteren ist: $I\ \frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{1\cdot2\cdot3\cdot4}{1\cdot2\cdot3\cdot4}\ M\ \frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$. Die Zahl 44 kann aber auch durch Vermehrung der Molaren auf 4, wie sie im erwachsenen Zustande bei Centetes statthat, erreicht werden. Die Formel ist dann nach Woodward $I\ \frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{2\cdot3\cdot4}{2\cdot3\cdot4}\ M\ \frac{1\cdot2\cdot3\cdot4}{1\cdot2\cdot3\cdot4}$. Sie sinkt bei Diplomesodon und Anurosorex auf $I\ \frac{1\cdot2}{1\cdot2}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{4}{4}\ M\ \frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3} = 26$. Worauf die Verschiedenheiten zwischen diesen äußersten beruhen, kam schon zur Sprache. Es sind in erster Linie Reduktionen. Von diesen nennen wir nur noch, daß bei Rhynchocyon oben $I^{\frac{1}{1}}$ und $I^{\frac{2}{2}}$ fehlt, bei Soriciden unten $I_{\overline{2}}$ und $I_{\overline{3}}$. Die unteren I haben überhaupt Neigung zu verschwinden, wobei aber die Deutung, welche verloren gehen, oft fraglich ist.

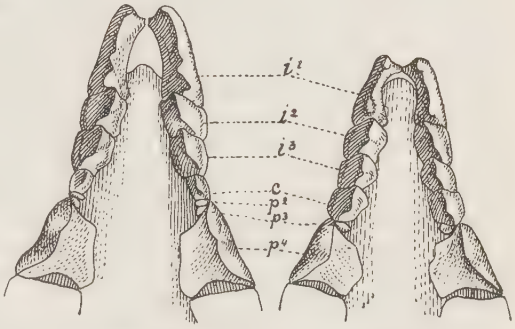


Fig. 73. Antemolaren von Soriculus caudatus Hodgs. (rechts) und S. quadraticauda A. M. Edw. (links). Nach Dobson × 7. Zur Demonstration der Rückbildung der Prämolaren.

Die Form der Incisivi ist eine sehr verschiedenartige. Bald ist sie meiselförmig, häufiger konisch; mehrspitzig bei Centetidae; bei Soriciden hakig gebogen mit einer Spitze an der Basis des Hinterrandes (Fig. 71). Bei ihnen sind, wie bei Diprotodontia, die unteren I horizontal nach vorn gerichtet und enorm verlängert. Kammförmige oder gelappte I kommen, außer dreilappigen im Milchgebiß, zweilappigen im bleibenden von Rhynchocyon [Peters, Leche], bei Insectivora sonst nicht vor.

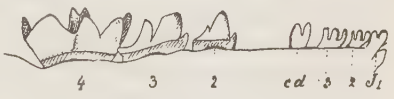


Fig. 74. Rhynchocyon chrysopygos. Milchgebiß des Unterkiefers. $\frac{2}{1}$. Nach W. Leche.

Von den Backenzähnen ist bekannt, daß von allen recenten Mammalia diejenigen der Insectivora am meisten den Backenzähnen jurassischer Säuger ähneln. Trikonodonte Praemolares treten bei Hemicentetes auf. Häufiger kommen trigonodonte (trituberkulare) Backenzähne vor. Diese sind schmal, die 3 Coni stehen in einer Triangel und bilden bei Verbindung durch Leisten eine **V**, wie dies bei den Centetoidea, die danach Zalambdodonta [Gill] benannt sind, der Fall ist. Gill hat großes Gewicht auf diese Zahnform gelegt und zur Einteilung der Insectivora benutzt (s. unten).

Sie wird aber auch angetroffen bei abseits stehenden eocänen Insectivora und beim fraglichen + Necrolestes (S. 128) und dokumentiert sich damit als eine Zahnform, die in ähnlicher Form bei jurassischen Mammalia auftrat und den Übergang bildet zu den trituberkularen Zähnen, bei sonstigen Mammalia aber nicht auftritt.

Abgesehen hiervon sind sonst meist die Molares tritubercul-sectorial, indem sich ein Talon entwickelt mit Conus (I, Fig. 183, 8, S. 246).

Die 3 primären Coni können dabei überwiegen und bilden durch gleichstarke Entwicklung eine deutliche **V**-Figur des Trigonid, wie dies der Fall ist bei dem unteren M der Centetidae, Solenodontidae, Potamogalidae, den oberen M der Soricidae und abgeschwächt in den unteren M von Erinaceus. Andererseits wird der Talon bedeutender, entwickelt 2 Coni, die dem Trigonid gleichkommen, woraus sich dann ein quinquetuberkularer Zahn hervorbildet mit W-Muster (Dilambdodonta, Gill). Derartige breitere Molaren, in verschiedener Ausbildung, von tritubercul-sectorial bis quadrituberkular und verschiedener Deutlichkeit genannten Musters, finden sich bei Tupaiidae, Macroscelididae, Erinaceidae, Soricidae und Talpidae. Die Grenzen sind aber nicht scharf genug, um darauf ein System, wie es obige Namen andeuten sollen, zu bauen. Als Erinnerung an primitive Zustände tritt häufig ein Cingulum zutage.

Die Nahrung entspricht dem Gebiß. Sie ist insectivor oder allgemein carnivor, seltener omnivor oder frugivor. In dem Beibehalten dieser Nahrungsweise, die wir als die für Säuger ursprüngliche betrachten dürfen, liegt wohl mit der Grund, daß das Gebiß in seinem molaren Teil seine primitive Form bewahrte. Dieser Nahrung entsprechend ist auch der Darmkanal einfach gebaut. Seine Länge variiert erheblich, da er z. B. bei Chrysochloris, Microgale, Ericulus ungefähr 3- bis 4mal, bei Erinaceus, Centetes 7mal, bei Talpa 10- bis 11mal, bei Myogale gar 13mal die Körperlänge übertrifft. Ein Coecum kommt nur bei Tupaiidae und Macroscelididae vor, sie werden daher als Menotyphla zusammengefaßt, gegenüber den Lipotyphla: alle übrigen Insectivora somit ohne Coecum. Erstere enthalten denn auch nicht ausschließlich kreodonte Formen, da die Tupaiidae nebenher auch vegetabilische Nahrung, wie Früchte, zu sich nehmen. Auffallend primitiv ist nach Le Gros Clark das Verhalten des Colon; ihm fehlt jede Colonschlinge (I, S. 293), da es von der Flexura ileo-colica geradlinig zum After verläuft. Im Darmkanal können Zotten fehlen (Desmana) oder äußerst klein sein (Talpa). Die Brunnerschen Drüsen bilden, wie auch bei Carnivora und Monotremata, einen Ring, der sich an den Pylorus anschließt. Bemerkenswert ist, daß Dobson bei Talpidae und Chrysochloridae in der ganzen Länge des Darmkanals Peyersche Noduli antraf.

Der Magen ist stets einfach, retortenförmig; häufig sind Ösophagus und Pylorus sehr nahe zusammen. Zuweilen springt der Magen nach links blindsackartig vor, wie namentlich bei Spitzmäusen. Das Ösophagusepithel endet wohl meist sofort mit dem Eintritt in den Magen.

Gaumenleisten sind stets gut entwickelt. In Zahl und Lage schließen sie sich vielfach den Zähnen genau an. Von der Zunge sei nur erwähnt, daß sie neben den gewöhnlichen Papillae filiformes und fungiformes, bei Soricidae, Talpidae und Gymnurinae nur 2 Papillae vallatae, bei anderen: Centetidae, Chrysochloridae, Solenodon, deren 3 hat. Einzig die Tupaiidae besitzen, als wichtiges Primaten-Merkmal (s. bei diesen), eine Sublingua in guter Ausbildung.

Vom Zungenbein sei hervorgehoben, daß ein Tympanohyale wohl stets vorhanden ist.

Die Lage der Epiglottis ist eine intranariale (retrovelare), dazu kommt, daß der weiche Gaumen im allgemeinen lang ist, weit nach hinten reicht; er bildet einen ringförmigen Isthmus naso-pharyngeus, der vorn durch den Querschnitt des weichen Gaumens, zur Seite durch die Arcus palato-pharyngei begrenzt wird, welche letztere sich hinten in einen Wulst oder eine Falte der Pharynxwand fortsetzen. Bei Chrysochloris scheint mir dieser Ring muskulöse Einlagerung zu haben. Bei einzelnen (Talpa) hat der Epiglottisknorpel solchen Umfang, daß nur ein medianer Teil desselben zur Stütze der Epiglottis gebraucht wird [Göppert]. Paarige laryngeale Säcke, den Ventriculi Morgagni entsprechend, sind von Erinaceus und den Macroscelididae bekannt. Soweit bekannt, haben die Lungen rechts meist 3—4, links 2—3 Lappen. Die linke kann auch ungeteilt sein (Erinaceidae, Crocidura); die Trachealringe sind hinten offen.

Abgesehen vom Maulwurf, der im Notfall auch unter dem Schnee gräbt, liegen unsere heimischen Insectivora während der Winterzeit in einem Winterschlaf, der für den Igel, die Spitzmäuse ein tiefer, für Talpa höchstens ein unterbrochener ist. Hiermit wird die sogenannte Winterschlafdrüse in Verbindung gebracht. Bei Erinaceus und Spitzmäusen erreicht sie maximale Ausbildung in der Nacken-, Achsel- und Rückengegend als mehr oder weniger braungefärbte Fettmasse mit reicher Vaskularisation. Drüsige Struktur geht ihr durchaus ab. Sie heißt daher besser „braunes Fettgewebe" [Hammar], das durch das winterschlafende Tier resorbiert wird. Vielleicht fällt die obengenannte (S. 96) Fettanhäufung im Schwanze unter ähnliche Gesichtspunkte, insofern als sie Material liefert, nicht für einen Winterschlaf, aber als Deckung erhöhten Stoffwechsels.

Mit Ausnahme der Oryzorictinae, bei denen die Testes schwanzwärts verschoben sind und in der Inguinalgegend liegen; ferner mit Ausnahme von Potamogale, bei denen sie sich in einem Cremastersack, aber noch ohne Conus inguinalis befinden, verbleiben sie bei den übrigen Centetoidea, ebenso wie bei den Macroscelididae, zeitlebens in ihrer primitiven Lage in der Nähe der Nieren und hängen an einer Plica diaphragmatica (I, Fig. 224). Es fehlt hier jede Spur eines Ligamentum inguinale, eines Conus inguinalis, kurz jede Andeutung auch von etwa stattgehabtem Descensus testiculorum bei Vorfahren, so daß hier primäre Testikondie vorliegt (I, S. 372). Bei den übrigen Insectivora liegen die Testes bleibend oder zeitweilig in Cremastersäcken von verschiedener Ausdehnung, an deren Bildung in erster Linie der Musculus transversus abdominis, daneben auch der Obliquus abdominis internus sich beteiligt; ein Conus inguinalis ist vorhanden. Bleibend ist die extraabdominale Lage bei den Tupaiidae, die sich von allen Insectivora dadurch unterscheiden, daß die Testikel in einem behaarten Scrotum liegen. Dasselbe ist als präpenial zu bezeichnen (I, Fig. 225), unterscheidet sich aber von dem der Marsupialia dadurch, daß der Penis gewissermaßen in dasselbe aufgenommen ist. Unter den Erinaceidae scheint als Regel Ausstülpung in den Cremastersack, bezüglich Einstülpung in die Bauchhöhle, je nach der Jahreszeit, stattzuhaben. Einwandfrei ist aber, auch nach Kaudern (1910), eine solche jahreszeitliche extra- oder intraabdominale Lage nicht erwiesen. Er denkt auch an die Möglichkeit, daß die Hoden auf einem Jugendstadium stehen bleiben können, daß also häufig Cryptorchismus auftrete. Ähnlicher Zweifel besteht bezüglich der Annahme, daß bei den Talpidae und Soricidae

die bei der Brunst bedeutend vergrößerten Hoden aus der Bauchhöhle in die Cremastersäcke treten.

Die primitive, aber gleichzeitig zentrale Stellung der Insectivora, die verschiedentlich nach höheren Zuständen hinüberführt, äußert sich somit auch wieder im Verhalten der männlichen Geschlechtsdrüse. Ähnlich auch in den accessorischen Geschlechtsdrüsen und im Penis.

Bereits Oudemans wies nach, daß ihre Verschiedenheit zu groß ist, um einen für Insectivora typischen Zustand feststellen zu können. Zu gleichem Resultat kamen auch Disselhorst und Kaudern. Es läßt sich aber sagen, daß gegenüber den übrigen Monodelphia, bei denen die Urethraldrüsen meist zurückgingen, diese bei den Insectivora meist vorhanden sind. Sie gehören nach Kaudern fast ausschließlich dem Beckenteil des Urogenitalkanals an und können ihre ursprüngliche Form kleiner Schläuche in umfangreiche Drüsenkörper verändern, die Anlaß geben, bei der Mehrzahl der Insectivora von Cowperschen Drüsen zu reden. Sie fehlen aber z. B. bei Erinaceus, der dafür eine große dreiteilige Prostata und enorm entwickelte Glandulae vesicularis hat. Die Ausführungsgänge dieser Drüsen (I, Fig. 283) münden in eine umfangreiche sackförmige Ausweitung des Anfangsteiles des Urogenitalkanales, der früher als Uterus masculinus angesprochen wurde. Ein solcher wurde auch von Tupaia beschrieben [Oudemans], er ist aber nach Kaudern ein umfangreicher Drüsensack, der den gewaltigen paarigen Prostatadrüsen angehört. Hier kommen auch gut entwickelte Glandulae vesicularis und Cowpersche Drüsen vor.

Auch der Penis ist ungleichartig nach Lage und Bau. Als ursprünglichster, wenigstens meist verbreiteter Zustand mag gelten, daß er knieförmig gebogen ist, wobei sein proximaler Teil kopfwärts, sein Ende schwanzwärts gerichtet ist. Letzteres tritt bei Erektion durch eine Präputialöffnung nach außen, die bei Soriciden und Centetiden nicht durch ein Perineum von dem After getrennt ist, daher mit diesem in einer gemeinschaftlichen Hautfalte liegt, die eine Kloake vortäuscht. Solche sogenannte falsche Kloake kann auch bei den Talpiden angedeutet sein, deren Perineum schwach ausgebildet ist. Wenn das distale, schwanzwärts gerichtete Ende des Penis kurz ist, wie bei Macroscelididae, liegt die Präputialöffnung in der Mitte der Bauchwand. So auch bei den Gymnurini, die den Zustand von Erinaceus vorbereiten, dessen erwachsenes Penisende, in weiter Präputialtasche gelegen, durchaus kopfwärts gerichtet ist. Anders die Chrysochloridae; ihr durchaus schwanzwärts gerichteter Penis mündet bei fehlendem Perineum zusammen mit dem After in einer äußeren Hauttasche (sogenannte falsche Kloake) aus. Über den im penialen Ende unvollkommen geschlossenen Urogenitalkanal s. Bd. I, S. 361. Einen gestreckten, an der Bauchwand hängenden, nach vorn gerichteten Penis hat Tupaia. Die Glans oder das terminale Ende des Penis ist zuweilen durch Hornschuppen oder Stacheln bewaffnet (Erinaceidae), bei Rhynchocyon endet es gar in ein sägeartiges Gebilde; fadenförmig ist es bei Centetes. Hier findet sich vor demselben ein langes Os priapi als Ossifikation im vorderen Teil des Septum corporis fibrosi.

Der Uterus ist stets ein Uterus bicornis, aber mit kurzem Corpus uteri. Bei Gymnura, mehr noch bei Tupaiidae, kann es so kurz werden, daß fast der Zustand eines Uterus duplex vorliegt, es hat aber gemeinschaftliche Ausmündung in die Vagina durch ein Os uteri statt. Letzteres springt meist vor in die weite Vagina. Die Cornua uteri gehen in verschieden

lange Tubae Fallopii über, die mit ihrem Ostium tubae und zusammen mit dem zuweilen traubigen Ovarium in einem weiten peritonealen Sacke liegen. Dieses Eierstockszelt (Tentorium) ist entweder vollkommen von der allgemeinen Peritonealhöhle abgekapselt, oder es kommuniziert mit ihr durch eine engere oder weitere Öffnung (I, Fig. 263, S. 345). Das periodische, an die Brunst gebundene Auftreten der Vaginalöffnung bei Talpa wurde ausführlich in Bd. I auf S. 354 behandelt. Da dieselbe außerhalb dieser Zeit geschlossen ist, gleicht das Weibchen alsdann dem Männchen so täuschend, daß man von altersher über das gewaltige Überwiegen der Männchen sprach und viele Fabeln sich daran knüpften.

Über die Zahl der Jungen in einem Wurfe ist noch wenig bekannt. Bei Tupaiia, wohl auch bei Chrysochloris, beschränkt sie sich auf 2. Meist aber ist sie groß: Talpa 3—7, Soricidae 4—10, Erinaceus 4—8, steigt bei E. europaeus sogar bis auf 10; bei Centetes erreicht sie mit 21 das Maximum unter Säugetieren. Auch hierin gibt diese Ordnung Zeugnis ihrer primitiven Stellung.

Über die Placentation unterrichtete uns namentlich Hubrecht (I, S. 398). Bezüglich der makroskopischen Seite derselben wissen wir, daß Erinaceus anfänglich eine umfangreiche Dottersackplacenta hat. Eine hohle, freie Allantois liefert später eine diskoidale, hochdifferenzierte Allantoisplacenta. Auch bei Talpa und Sorex tritt eine solche auf. Bei Tupaia geschieht dies an zwei diametral gegenüberliegenden Stellen der Uteruswand; diese Placenta zeigt in ihrem Bau Übereinstimmung mit der von Insectivora, auch mit Tarsius, nicht aber mit den Lemuriden.

Diagnose. Die Insectivora sind unguiculate, plantigrade oder semiplantigrade, ausnahmsweise semidigitigrade, fast stets pentadaktyle, ganz vorwiegend animalivore kleine Säuger. Gebiß diphyodont, heterodont, ausschließlich mit Wurzelzähnen. Ursprünglich $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3-4}{3-4}$. I können reduziert sein, oben bis auf 2, unten bis auf 1. C entweder caniniform oder, und meist, einem P oder I ähnlich. P und M stets mit spitzen Schmelzhöckern, trikonodont, trigonodont, trituberkulär-sektorial, mit Neigung quinque- oder quadrituberkulär zu werden. Schädelform primitiv. Hirnhöhle klein. Tympanicum meist ringförmig, entweder ganz frei oder in einer entotympanalen Bulla eingeschlossen oder es beteiligt sich an der Bildung der Bulla. Clavicula fehlt nur bei Potamogale. Foramen entepicondyloideum und Centrale carpi meist vorhanden. Pollex und Hallux nicht opponierbar. Gehirn makrosmatisch. Hemisphären ungefurcht, kurz, lassen Cerebellum, vielfach auch Corpora quadrigemina unbedeckt. Uterus zweihörnig. Placenta, soweit bekannt, deciduat und diskoidal. Testikel abdominal, inguinal oder in einem präpenialen Scrotum. Meist nächtliche, auf dem Lande, vielfach unterirdisch und grabend lebende Tiere; einzelne arboricol oder im Wasser lebend.

Man hat den einigermaßen unbestimmten Charakter obiger Diagnose beanstandet, dabei aber vergessen, daß sie für die ältesten, ehemals weit zahlreicheren Monodelphia gilt, von denen sich nur einzelne Stämme, gewissermaßen als unvermittelte Relikte, erhalten haben.

Es hält schwer, die lipotyphlen Insectivora von den Carnivora zu unterscheiden durch Merkmale, die für alle gelten. Darum sei noch auf folgende Besonderheiten im Bau der Insectivora hingewiesen, die sie von Carnivora unterscheiden. Aufnahme derselben in obige Diagnose hätte dieselbe überbürdet und ihnen eine Bedeutung verliehen, die ihnen nur insofern zukommt, als sie Unterschiede nur gegenüber den Carnivora darstellen. Als solche nenne ich folgende:

Das Basisphenoid und Petrosum beteiligen sich durch Fortsätze an der Umgrenzung der Paukenhöhle. Der vertikale Teil des Palatinum ist durch das Maxillare von der Orbita ausgeschlossen. Die Achse der Fossae glenoideae sowie die der Gelenkhöcker der Unterkiefer konvergieren nach vorn. Meist sind die distalen Enden von Tibia und Fibula verschmolzen. Häufig sind die Canini zweiwurzelig.

Geographische Verbreitung. Die heutigen Insectivoren zeichnen sich dadurch aus, daß sie in Australien und dem eigentlichen Südamerika vollständig fehlen; denn nur die nordamerikanischen Geschlechter Sorex und Blarina senden ganz vereinzelte Ausläufer südwärts, die aber den Isthmus nicht überschreiten. Ferner durch das sehr lokalisierte Vorkommen ganzer Familien. So sind die altertümlichen Centetinae und Oryzorictinae ausschließlich Madagaskar eigen. Außerdem ist von Madagaskar nur noch eine Crocidura (Soricide) bekannt, die aber offenbar von Indien eingeführt wurde [Forsyth Major]. Afrika wird bewohnt durch die Macroscelididae, im tropischen Westen durch die Potamogalinae, im Süden durch die Chrysochloridae, die nordwärts bis zum Kongo reichen. Die den Centetinae verwandte Familie der Solenodontidae wird nur auf Cuba und Haiti angetroffen. Die Familie der Tupaiidae endlich erstreckt sich vom Festlande Indiens über Burma und die malayische Halbinsel östlich bis Java und Borneo. Einigermaßen kosmopolitisch ist nur die Familie der Soricidae, welche ungefähr die Hälfte der Insectivora umfaßt. Sie allein schickt, wie gesagt, zwei Vertreter nach Zentralamerika. Auch die Talpidae erstrecken sich über die ganze nearktische und paläarktische Region, jedoch so, daß die Genera in beiden verschiedene sind. Einzig Talpa micrura dringt von diesem sonst paläarktischen Genus in den Norden des orientalischen Gebietes vor. Die Erinaceidae endlich gehören nur der alten Welt an, dabei sind, nach Leche, die etwa 17 Arten von Erinaceus so über das paläarktische Gebiet, Indien, Arabien und Afrika, verteilt, daß die ursprünglichsten Formen Indien bewohnen. Es sind das die Formen, die sich am meisten an Gymnura und Hylomys anschließen und damit an den eocänen †Necrogymnurus. Im Eocän wohnte dieser mit †Palaeoerinaceus zusammen. Jetzt schließen Erinaceini und Gymnurini einander aus; denn letztere leben auf den großen Sunda-Inseln (Gymnura auch im burmanischen Gebiet), wo erstere ganz fehlen.

(S. Systematische Übersicht S. 114 u. 115.)

Taxonomie.

Bereits in der ersten Auflage dieses Buches nannte ich die Insectivora eine polymorphe Ordnung, deren Mitglieder zum Teil nur einen losen Zusammenhang haben und ausgezeichnet sind durch primitive, daher auch anderwärts hier und da vorkommende Merkmale, daneben durch ver-

schiedentlich verteilte sekundäre, adaptiver Art. Dies erschwert ihre Zusammenfassung zu einer Ordnung und macht es begreiflich, daß man dieselbe beanstandet hat. Es ist daher verführerisch, sie als eine „genetische Gruppe", oder eine Überordnung, wie die Edenta oder Ungulata, aufzufassen. Dabei würde man aber vergessen, daß es sich um primitivste Monodelphia handelt, die einerseits, eben wegen ihres hohen phylogenetischen Alters, Anknüpfungen bieten an andere recente Säugetierstämme, andererseits aber Endzweige sind mesozoischer Säuger, die nach verschiedener Richtung hin spezifische Ausbildung oder Reduktion erfuhren und schon längst die Endphase ihrer Fortentwicklung erreichten. Vor dem Aussterben bewahrte sie ihre kleine Statur, ihre verborgene Lebensweise, ihre Anpassung an insectivore Nahrung; manche auch die zweckmäßige Bewaffnung, große Nachkommenschaft, widerliche Gerüche u. a. m.

Ihre taxonomische Verteilung in *Menotyphla* und *Lipotyphla*, ganz davon abgesehen, daß dabei ein ganz untergeordnetes Merkmal zur Namengebung verwendet wurde, ist eine einigermaßen künstliche, die nur zum Teil den genetischen, gruppenweisen Zusammenhang zum Ausdruck bringt. Ihre Aufrechthaltung geschieht hier aus praktischen und didaktischen Gründen. Namentlich die Einreihung der Tupaiidae unter die Insectivora hat man in den letzten Jahren beanstandet. Diese mehr oder weniger arboricolen orientalischen Insectivora besitzen verschiedene anatomische Übereinstimmungen namentlich mit den arboricolen Lemuroidea, die sich nur teilweise durch adaptive Konvergenz erklären lassen. Andere weisen auf einen wenn auch entfernten genetischen Zusammenhang. Eine Reihe von Forschern wiesen auf diesen Zusammenhang. Nach A. Carlsson, ganz neuerdings namentlich Le Gros Clark, in ausführlichen Monographien über Tupaia und Ptilocercus. Der verwandtschaftliche Zusammenhang mit den Lemuroidea folgt nach ihm aus den zahlreichen „lemurinen" Charakteren gegenüber „primitiven" und solchen der lipotyphlen Insectivora. Letztere kommen bei ihm aber leider nur nebenher zum Vergleich. Mehr zu bedauern ist aber, daß Vergleichung mit den Macroscelididae fehlt, die zwar den Menotyphla zugerechnet werden, den Lipotyphla aber in manchem nahe stehen. Dadurch kommt der lemuroide Charakter der Tupaiidae fast mehr als gebührlich ins Licht. Aber nur Gregory wagte es, in seinen vorzüglichen Studien über Insectivora (1910) die Menotyphla zusammen mit den Chiroptera, Dermoptera und Primates als *Archonta* zusammenzufassen. Später ist er hierauf nicht mehr zurückgekommen, wohl aber erhalten sie (1921) in einem phylogenetischen Stammbaum der Primaten, den er Matthew entlehnt, einen Platz neben diesen, aber als „Insectivora". Auch mir scheint diese Auffassung das Richtige. Sie als eigene Unterordnung den Lemuriden und Tarsiiden anzufügen, befriedigt nicht (s. unten). Allerdings gilt Gleiches auch für ihr Belassen unter den Insectivora; es verdunkelt aber wenigstens nicht ihre basale Stellung, die sie einzunehmen haben und ist wohl in einem Lehrbuch, das sich in erster Linie mit recenten Säugern befaßt, didaktisch richtiger, da auf ihre strukturelle Vorfahrenschaft zu den Primaten leicht hinzuweisen ist (s. unten).

In der Systematischen Übersicht über die recenten Insectivora (s. S. 114) wurden die wesentlichen Unterschiede der als Unterordnungen aufgefaßten Meno- und Lipotyphla, mit Verweisung nach der vorabgehenden allgemeinen Besprechung ihres anatomischen Baues, genügend dargelegt. Das geschah dort auch für die Familien und weiteren Unterabteilungen. Deren speziellere

I. Unterordnung: **Menotyphla.**

Lange Symphyse durch Pubes und Ischia gebildet. Eine wenigstens teilweise durch ein Entotympanicum gebildete Bulla ossea. Jochbogen vollständig. Obere Molares breit quinquetuberkular mit W-Muster. Canini praemolariform. P_4 molariform. Coecum vorhanden.

1. Überfamilie: **Centetoidea.**

Obere M schmal, trituberkular oder trigonodont, mit V-Muster (Zalambdodonta). P^4 molariform. Gebiß meist $I\frac{2\,3}{1\,3}$ $C\frac{1}{1}$

Semiarboricole Klettertiere. Vollständiger Orbitalring. Foramen lacrymale facial. Jugale mit großem Foramen malare. Alisphenoidkanal vorhanden. Tympanicum ringförmig, frei in entotympanaler Bulla, die äußeren Gehörgang bildet. Radius und Ulna, Tibia und Fibula getrennt; artikulieren nur mit Talus. Metatarsus gewöhnlich. $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Sublingua vorhanden. Descensus testiculorum in praepenialem Scrotum. — *Tupalidae*

Häpfende, semidigitigrade Bodentiere. Kein Orbitalring. Foramen lacrymale orbital. Kein Foramen malare. Alisphenoidkanal fehlt. Tympanicum verlängert sich zu äußerem Gehörgang und verwächst mit entotympanaler Bulla. Radius und Ulna meist, Tibia und Fibula stets verschmolzen; artikulieren auch mit Calcaneus. Metatarsus verlängert. $I\frac{0-3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$. Sublingua fehlt. Testes bleibend abdominal.

Rhynchocyoninae. Facialer Teil des Lacrymale groß. Ethmoidgegend aufgebläht. Crista supraorbitalis setzt sich fort in einen Proc. postorbitalis des Scheitelbeins. Radius und Ulna frei. Pollex und Metacarpale I fehlt. $I\frac{0-1}{3}$.

Macroscelidinae. Facialer Teil des Lacrymale klein. Ethmoidgegend konkav. Crista orbitalis und Proc. postorbitalis fehlt. Radius und Ulna verschmolzen. Pollex vorhanden. $I\frac{3}{3}$. — *Macroscelididae*

1. Chrysochloridae. Subterran. Jochbogen vollständig; Tympanicum bildet Bulla. Symphyse erwachsen ligamentös. Tibia und Fibula getrennt. 22—23 thoraco-lumbale Wirbel. Testes abdominal. — *Chrysochloridae*

2. Centetidae. Jochbogen unvollständig. Tympanicum ringförmig. Tibia und Fibula meist verwachsen. Unterschenkel gelenkt nur mit Talus (exkl. Potamogale). 20—24 thoraco-lumbale Wirbel. Testes abdominal oder inguinal.

a) *Centetinae.* Clavicula vorhanden. Tibia und Fibula frei. Unterschenkel gelenkt nur mit Talus. Naviculare und Lunatum unverschmolzen. Testes abdominal. Integument wenigstens in der Jugend mit Stacheln.

b) *Oryzorictinae.* Clavicula vorhanden. Tibia und Fibula verwachsen. Unterschenkel gelenkt nur mit Talus. Naviculare und Lunatum verschmolzen. Testes inguinal. Integument ohne Stacheln. — *Centetidae*

II. Unterordnung: **Lipotyphla.**

Symphyse fehlt oder nur durch Epiphyse des Pubis gebildet. Orbita und Temporalgrube nicht geschieden. Tympanicum (exkl. Talpidae und Chrysochloridae) ringförmig. Cavum tympani durch Ali- und Basisphenoid gebildet. Molares trigonodont, echt oder modifiziert tuberculo-sectorial. Coecum fehlt.

$P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}$ $M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$. Symphyse durch Epiphysenknorpel der Pubes gebildet, kurz. Jochbogen meist unvollständig, Jugale fehlt stets. Testes abdominal oder inguinal.

c) *Potamogalinae.* Clavicula fehlt. Foramen entepicondyloideum fehlt. Tibia und Fibula verwachsen, ebenso Naviculare und Lunatum. Unterschenkel gelenkt auch mit Calcaneus. Testes in Cremastersack. Ohne Stacheln. Aquatil.

3. Solenodontidae. Jochbogen unvollständig. Tympanicum breit, halbringförmig. Tibia und Fibula frei. Unterschenkel gelenkt nur mit Talus. Naviculare und Lunatum frei. Testes abdominal. — *Solenodontidae*

2. Überfamilie: **Erinaceoidea.**

Jochbogen vollständig. Symphyse durch Pubes gebildet, kurz. Tibia und Fibula distal verwachsen. Obere Molares breit quadri- oder quinquetuberkular mit W-Muster. $I_{\overline{1}}$ groß. P^4 praemolariform. Testes in Cremastersack.

Erinaceidae. Wie Überfamilie.

a) *Gymnurinae* Stachellos. Gut entwickelter Schwanz. Antemolaren vollständig. Grube im Basisphenoid fehlt; Foramen entepicondyloideum vorhanden.

b) *Erinaceinae.* Stachelkleid. Schwanz rudimentär. Antemolaren erfuhren Reduktion. Mit Schleimhaut bekleidete Grube im Basisphenoid. Foramen entepicondyloideum fehlt. — *Erinaceidae*

3. Überfamilie: **Soricioidea.**

Schädel lang, schmal, zugespitzt, Nähte früh verschmelzend. Jochbogen zart oder unvollständig. Beckensymphyse offen. Tibia und Fibula distal verwachsen. Fibula gelenkt mit Calcaneus. Gebiß secodont. Obere M quadri-quinquetuberkular mit W-Muster. P^4 praemolariform. Testes in Cremastersack.

1. Soricidae. Jochbogen unvollständig. Tympanicum ringförmig, nicht mit Schädel verbunden. Vollständigstes Gebiß $I\frac{1\,2\,3}{1\,\ldots}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2\,3\,4}{\ldots\,4}$ $M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$. $P\frac{1}{1}$ fehlt stets. Stets $I\frac{3}{1}$. Unterer I in Richtung des Kiefers enorm verlängert. Geschlechtsöffnung und Anus in Hautfalte. Nagelphalangen der Hand einfach. Kein radiales Os falciforme im Carpus. — *Soricidae*

2. Talpidae. Jochbogen vollständig. Tympanicum mit Schädel verbunden, bildet abgeflachte Bulla. Vollständiges Gebiß $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4}$ $M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$. I meist $\frac{3}{3}$, selten $\frac{2}{2}$; nur Uropsilus $\frac{2}{1}$. $I_{\overline{1}}$ nicht besonders verlängert. Geschlechtsöffnung und Anus nicht in Hautfalte. Nagelphalangen der Hand gespalten. Os falciforme meist vorhanden. — *Talpidae*

systematische, biologische und geographische Besprechung folgt kursorisch hierunter.

1. Familie TUPAIIDAE Miv. An Eichhörnchen erinnernde Tagetiere, deren arboricole Lebensweise übertrieben vorgestellt wird, da alle gerne den Boden besuchen und viele sich hier im Buschwerk aufhalten. Bei Gefahr in Bäume geflüchtet, kehren sie denn auch den Kopf bodenwärts gerichtet dorthin zurück. Es fehlt denn auch Opponierbarkeit von Pollex und Hallux als Merkmal arboricoler Lebensweise. Als Anzeichen dieser mag gelten die, gegenüber den anderen Insectivora, stärkere Ausbildung der Sohlenballen; das beginnende Zurücktreten des immerhin noch makrosmatischen Riechzentrums zum Vorteil der optischen Teile des Gehirns; die beginnende Verlagerung der sonst seitlichen Augen mehr nach vorn und deren Vergrößerung, die Schutz erfahren durch einen Orbitalring, im Gegensatz zum fehlenden Abschluß der Orbita von der Temporalgrube bei den übrigen Insectivora. Mit den Lemuroidea bezüglich den Primaten haben sie weiter gemein eine Sublingua; ein Foramen malare im Jugale; ein Foramen lacrymale, gelegen in einem großen facialen Teil des Lacrymale; Bulla ossea und Tympanicum nach dem Muster madagassischer Lemuroidea; eine selbständig gewordene orbitale Platte des Palatinum, die das ethmoidale Os planum der Insectivora vortäuscht; nur 2 Ectoturbinalia; Descensus testiculorum in ein behaartes Scrotum u. a. m., das sie von den Insectivora scheidet und Gregory Anlaß gab, sie als prae-primate Insectivora zu bezeichnen.

Im übrigen sind es Insectivora, wie unsere Diagnosen darlegen und mit denen sie auch Merkmale gemein haben wie den Musculus pyramidalis; die namentlich im intermaxillaren Teil verlängerte Schnauze; das verschmolzene Scaphoid und Lunatum; der stark ausgeprägte Uterus bicornis. Eigentümlich ist ihnen die starke Proklivität der Incisivi, die Lage der Testes weit kopfwärts in einem präpenialen Scrotum u. a. m. Dem Dauergebiß $I\frac{1\,2\,.}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$ geht ein vollständiges Milchgebiß vorab.

1. Unterfamilie **Tupaiinae**. Schlanke Tiere von Eichhorngröße mit buschigem Schwanz, kleinen, knorpeligen Ohren und meist brauner Farbe, die sich von Insecten, Früchten, Nestlingen und dgl. ernähren. Die über 65 über die orientalische Region verbreiteten Arten und Unterarten werden durch Lyon über die Genera TUPAIA Raffl., ANATHANA Lyon, DENDROGALE Gray, TANA Lyon und UROGALE Mearns verteilt. Von diesen hat das generalisierte Geschlecht TUPAIA Raffl. mit 48 unterschiedenen Formen die weiteste Verbreitung vom N.-O.-Hinterindien bis Java, Borneo und den Philippinen: der Ostgrenze der Gruppe.

2. Unterfamilie **Ptilocercinae** mit PTILOCERCUS Gray und der ebenfalls einzigen Art: *Pt. lowii* Gray von Borneo, Sumatra, Banka und dem Süden der Malayischen Halbinsel. Dieses primitivere Geschlecht unterscheidet sich durch scheinbar nackten, mit Schuppen und Dreihaargruppen bedeckten Schwanz, der distal zweizeilig behaart ist; durch große häutige Ohren; fehlendes Foramen supraorbitale und Besitz eines Cingulum an den Molaren.

2. Familie MACROSCELIDIDAE Miv. Die Übersicht auf S. 114 deutet die wichtigsten Unterschiede gegenüber den Tupaiidae an. Abgesehen von der sekundären Veränderung, namentlich der Hintergliedmaßen, die Hand in Hand geht mit der hüpfenden Bewegung, stehen sie den Lipotyphla und

besonders den Centetidae und Erinaceidae weit näher, entfernen sich aber von diesen durch den Bau der Bulla auditiva, an der sich das Entotympanicum beteiligt. Dem Dauergebiß geht ein vollständiges Milchgebiß vorab, das erst spät abgeworfen wird. Charakteristisch ist die rüsselartige Verlängerung der röhrenförmigen Schnauze. Der lange Schwanz hat Dreihaargruppen hinter den Schuppen. Diese ausschließlich afrikanischen, von kleinem Getier lebenden Tiere scheiden sich in 2 Gruppen (s. oben).

1. Unterfamilie **Macroscelidinae.** Auf den Hinterbeinen aufgerichtete Tagetiere, mit verlängertem Unterschenkel, weichem Pelz, großen, vorspringenden Ohren, langen Schnurrhaaren, kurzem äußeren Gehörgang. Der harte Gaumen nach vorn verschmälert; die proximale Carpalreihe gelenkt nur mit Radius. Die zahlreichen, zwischen Steinen lebenden Arten sind über 3 Genera verteilt. Am längsten bekannt ist MACROSCELIDES A. Smith mit *M. typus* A. Sm. mit M $\frac{3}{2}$ und großen Bullae. Bei ELEPHANTULUS Th. u. Schw. mit dem nordafrikanischen *E. rozeti* Duv., welcher die nördlichste Verbreitung bis Tunis hat, sind die Bullae klein, die M ebenfalls $\frac{3}{2}$. Kleine Bullae, aber M $\frac{2}{3}$ hat NASILIO Th. u. Schw. PETRODROMUS Pet. mit *P. tetradactylus* Pet. im tropischen Ost- und Zentral-Afrika, unterscheidet sich durch fehlenden Hallux, zweiwurzeligen $I^{\frac{1}{1}}$ mit hinterer Basalspitze u. a.

2. Unterfamilie **Rhynchocyoninae.** Unterschenkel weniger verlängert; vermutlich weniger hüpfendes, in Erdhöhlen lebendes Nachttier von Mardergröße mit langem Rüssel, kurzen Schnurrhaaren, steifem Haarkleid, langem Gehörgang, nicht prominenten Ohren. Die oberen I bis auf einen winzigen $I^{\frac{1}{1}}$ verloren; harter Gaumen von gleicher Breite; die proximale Carpalreihe gelenkt mit Radius und Ulna; Hallux fehlt. RHYNCHOCYON Pet., *Rh. cirnei* Pet., tropisches Ost-Afrika.

Die Unterordnung LIPOTYPHLA, deren gruppenweiser Zusammenhang kaum bezweifelt wird, wurden vielfach nach dem Vorgang Gills in 2 große Sektionen zerlegt: In die Zalambdodonta mit **V**-Muster der oberen Molaren und in die Dilambdodonta mit **W**-Muster, worunter er aber auch die Menotyphla begriff. Der erstere Name ist noch in Gebrauch. Wir folgen Leche und nehmen 3 gleichwertige Überfamilien an, von denen die erste, die Centetoidea, in Hauptsache den Zalambdodonta entspricht.

1. Überfamilie **Centetoidea.** Unter ihr (s. S. 114) ist die

1. Familie CENTETIDAE die umfangreichste. Neben ihren obengenannten Merkmalen ist hervorzuheben, daß, mit Ausnahme von Centetes, der Zahnwechsel erst im erwachsenen Tier statthat und die Zahnformel lautet: $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}\,M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$. Nur bei Ericulus fehlt $I\frac{3}{3}$ und kann auch (E. telfairi) $M\frac{3}{3}$ fehlen, während bei Centetes $I^{\frac{2}{2}}$ vielleicht der persistierende Milchzahn ist und auch $M^{\frac{4}{4}}$ auftreten kann. Wir verteilen diese Familie naturgemäß in 3 Unterfamilien, von denen die beiden ersten ausschließlich in Madagaskar vorkommen und dort zahlreiche endemische Formen hervorgebracht haben, die sich zu carnivoren Raubtieren, Gräbern und Wasserbewohnern ausgebildet haben: in beschränkterem Maße dem Beispiel der australischen Marsupialia folgend.

1. Unterfamilie **Centetinae** von plumper Körperform, Schwanz rudimentär, Penis zusammen mit Anus in einer Hautfalte, Stacheln wenigstens im Jugendkleid vorhanden. Die 3 Genera ERICULUS J. Geoffr., CENTETES

Illig., Hemicentetes Mivart stellen 3 Stufen des Rückganges des Stachelkleides dar. Bereits sparsamer entwickelt ist es bei Centetes mit der einzigen Art *C. ecaudatus* Schreb., auffallend durch die Variabilität der Körpergröße und namentlich des Schädels; im Alter entwickelt sich $M\frac{4}{}$; hat bis 21 Junge im Wurf.

2. Unterfamilie **Oryzorictinae**. Diese kleinen, meist langgeschwänzten Tiere stellen nach Leche verschiedene Differenzierungsstufen dar. Am ursprünglichsten sind die etwa 10 Arten von Microgale Thms. Rückbildung in der Richtung der Soriciden erfuhr Geogale M. Edw. mit *G. aurita* M. Edw. u. Grand. Nach Leche ist die Zahnformel $I\frac{1\ 2\ 3}{1\ 2}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3\ 4}{3\ 4}\ M\frac{1\ 2\ 3}{1\ 2\ 3}$. Oryzorictes Grand. ist ausgesprochener Gräber mit starken Grabkrallen, verkürztem starken Humerus usw. Bei *O. tetradactylus* ist Pollex geschwunden. Limnogale F. Maj. *L. mergulus* F. Maj. ist an Wasserleben angepaßt, mit distal hohem, komprimiertem Ruderschwanz, Schwimmhäuten zwischen den Zehen und Schwimmborsten an den Rändern der Füße, mit denen wohl geschwommen wird.

3. Unterfamilie **Potamogalinae**. Der westafrikanische Potamogale du Chaillu, mit *P. velox* du Ch. (P. allmani Jent. beruhte auf einem jugendlichen Individuum), ist ein ausgesprochener von Fischen und Krebsen lebender Flußbewohner mit hohem komprimiertem Ruderschwanz, der — weniger die Hinterfüße mit syndaktyler 2. und 3. Zehe — die Schwimmbewegung ausführt. Die Vorderbeine werden dabei angedrückt gehalten. Adaptive Veränderungen sind Schwund der Clavicula, Verbreiterung des Schädels u. a. m., die aber nicht die Verwandtschaft mit den Oryzorictinae verbergen.

2. Familie Solenodontidae. Einzig auf den Antillen durch Solenodon Brandt vertreten, und zwar durch *S. paradoxus* Brandt von Haiti und *S. cubanus* Pet. von Cuba und Trinidad. Sie stehen den Centetidae am nächsten, wie auch das Gebiß durch Identität nach Form und Zahl ausweist. Nur findet der Zahnwechsel zeitig statt, was übrigens auch bei Centetes geschieht; auch fehlt $Pd\frac{3}{3}$ im Milchgebiß. $I\frac{1}{1}$ ist, wie bei Chrysochloris und Scalops, ausgezeichnet durch eine tiefe Furche an der Innenseite, die übrigens auch bei Microgale und Potamogale angedeutet ist. Daneben bestehen osteologische Merkmale, wie das Fehlen des Proc. tympanicus am Basisphenoid, die nach Gregory auf Beziehungen zu Erinaceidae weisen. Es sind dicht behaarte, stachellose Tiere, mit beschupptem Schwanz und langem, durch einen Rüsselknochen gestützten Rüssel. Sie gehen Nachts auf Jagd nach Insecten, kleinen Reptilien u. d. m. und werfen wenigstens 3 Junge.

3. Familie Chrysochloridae. In Süd- und Zentral-Afrika vorkommende, subterran lebende Tiere, die durch die ausgesprochene Grabfunktion an Talpa erinnernde Anpassungen erfuhren, welche aber bei näherem Zusehen, z. B. in den Vorderextremitäten, in ganz anderer Richtung gingen, wie wir sie eher bei Notoryctes antreffen. Der Einfluß auf Hand, Auge, Ohr wurde oben erörtert. Nach Leche weicht auch die Bulla auditiva von der von Talpa ab und läßt sich eher vom Zustande von Microgale herleiten. Überhaupt bestehen genetische Beziehungen zu den Centetidae, wie auch das übereinstimmende Gebiß ausweist, dessen vollständiges Milchgebiß erst beim Erwachsenen ausfällt. Übrigens gleichen die Molaren denen von Notoryctes und erinnert der Bau des Jochbogens, dem ein Jugale fehlt,

an den von Echidna (s. oben). Die zahlreichen Arten, sämtlich ausgezeichnet durch ein goldig-grün irisierendes Haarkleid und rückgebildeten Schwanz, werden meist unter CHRYSOCHLORIS Cuv. vereinigt; am längsten bekannt die südafrikanische *Ch. aurea* Pall. von Maulwurfgröße. Auf Grund des durchaus verschiedenen Baues des Jacobsonschen Organes kam Broom (1915) zum Schluß, daß Chrysochloris aus der Zugehörigkeit der Insectivora zu lösen und zu einer eigenen Ordnung der Chrysochloroidea zu erheben sei. Neuerdings (1927) wiederholt er diese Ansicht aus Anlaß des Fehlens des Mesethmoid bei Chrysochloris ebenso wie bei den Marsupialia, Xenarthra, Ungulata und Cetacea, während es bei den übrigen Insectivora wie auch bei den übrigen Monodelphia vorkomme.

2. Überfamilie **Erinaceoidea.** Sie findet ihre Berechtigung in der Tatsache, daß sie seit dem Eocän ihre eigenen Wege gegangen ist und nur an ihrer Wurzel mit den übrigen Lipotyphla zusammenhängt. Heutzutage enthält sie nur die Familie der Erinaceidae, die auf den tropischen und temperierten Teil der Alten Welt beschränkt ist.

Familie ERINACEIDAE. Zu ihrer Aufstellung nötigt uns die Kenntnis fossiler verwandter Formen, die aber in anderen Familien Aufnahme zu finden haben. Unsere Übersicht (S. 115) nennt die Merkmale der recenten Gruppen und weitere Verteilung in:

a) Unterfamilie **Gymnurinae.** Gestreckte Tiere mit gewöhnlichem Haarkleid. Analdrüsen, 3 Paar Saugwarzen (einem axillaren, thorakalen und inguinalen) und nur 2 langgestreckte Papillae circumvallatae vorhanden. $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4}\,M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$; Milchgebiß: $\frac{1\,2\,3\,\cdot\,1\,\cdot\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,\cdot\,1\,\cdot\,2\,3\,4}$. Das ursprünglichere, kleinere, kurzschwänzige, Buschwerk erkletternde Geschlecht HYLOMYS Müll. u. Schl. von Birma, Malakka, Sumatra, Java und Borneo unterscheidet sich durch praemolariformen C., auffällig großen $P\frac{4}{4}$, fehlende Crista sagittalis und occipitalis von GYMNURA Horsf. u. Vig. von ähnlicher Verbreitung, die aber auf Java fehlt. Sie ist durchaus terrester, größer von Statur, mit caniniformem, aber ebenfalls zweiwurzeligem C und gewöhnlichem $P\frac{4}{4}$ und hohen Schädelkämmen.

Hierher gehört die mit Hylomys verwandte PODOGYMNURA Mearns von Malakka mit 3 P; und wahrscheinlich auch der chinesische NEOTETRACUS Trouess.

b) Unterfamilie **Erinaceinae.** Gegenüber der vorigen Unterfamilie mehr differenziert durch ein Stachelkleid; im Gebiß: $I\frac{1\,2\,3}{\cdot\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2\,3\,4}{2\,\cdot\,4}\,M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$[1]); verkalkte Zähne im Milchgebiß $\frac{1\,2\,3\,\cdot\,1\,\cdot\,3\,2\,4}{\cdot\,2\,\cdot\,\cdot\,1\,\cdot\,2\,\cdot\,4}$. Saugwarzen 4—5 Paar, das 1. axillar. 2—10 Junge im Wurf; 3 gewöhnliche Pap. circumvallatae. Analdrüsen fehlen. ERINACEUS L. Igel. Über die Genealogie und Zerlegung der zahlreichen geographischen Arten und Unterarten in 5 Stämme hat Leche helles Licht verbreitet. Sie verbreiten sich über Afrika, das kontinentale Asien, westlich vom Golf von Bengalen und bewohnen Europa seit dem Miocän, westlich bis Irland, nördlich bis zum 61° n. Br. Von den 4 europäischen Arten ist *E. europaeus* L. wieder in 4 geographische Unterarten zerlegt, die schwer zu unterscheiden sind, da die Größe, auch die des Schädels, und seine Form nach Lönnberg (1900) innerhalb der Art ändert; des-

1) Stehlin (1912) weist den unteren Praemolaren die Ziffern P_1 und P_2, in unserer Schreibweise also P_3 und P_4 zu.

gleichen die C, die praemolariform und zweiwurzelig mit Übergängen bis fast caniniform und einwurzelig sein können. Fällt in Winterschlaf, nährt sich von Insecten, Schnecken, Fleisch toter Tiere, wirft im Juli oder August 4—8 (10) Junge.

3. Überfamilie **Soricioidea.** Die in unserer Tabelle kurz charakterisierten Tiere von kleiner, niedriger Statur, ausgesprochen insectivorer Diät, verborgener, zum Teil subterraner Lebensweise, stets weicher Behaarung, spitzer Schnauze, hängen genetisch zusammen. Diese Einsicht wird eher verdunkelt durch die oben gebrauchten Merkmale zur Definierung der beiden Familien der Soricidae und Talpidae. Diese Unterschiede beruhen aber teils auf Erscheinungen ausgesprochener Rückbildung und solchen adaptiver Anpassung, progressiver und regressiver Art.

1. Familie SORICIDAE. Spitzmäuse, so genannt nach der oberflächlichen Ähnlichkeit mit Mäusen, von denen sie aber sofort die spitze, über die Incisivi hinaus verlängerte Schnauze mit ihrer reichen Ausstattung an Tasthaaren unterscheidet. Als Rückbildung haben zu gelten die unvollständige Verknöcherung in der Schädelbasis, die Reduktion der Proc. tympanici des Basi- und Alisphenoid, die dadurch offene Trommelhöhle mit dem horizontalen Tympanicum; das höchstens rudimentär auftretende Jugale und der nur durch Proc. zygomatici des Maxillare und Squamosum angedeutete unvollständige Jochbogen. Im Gebiß sind stets oben 3 I erhalten, unter stets nur $I\frac{-}{1}$, der phänomenal horizontal verlängert ist, was zur Unterdrückung der übrigen I führte. Durch diesen Zahn, zusammen mit dem vergrößerten $I\frac{1}{-}$, mit hakiger Spitze und sekundärem Lobus an der Basis, wird ein Scherenapparat hergestellt zum Fassen und Zerschneiden von Insecten. Die Deutung des Gebisses ist unsicher, da zuweilen der untere C auch als P aufgefaßt wird (s. S. 105). P 4 mehrspitzig aber nicht molariform, die Zähne vor ihm bis zu $I\frac{1}{-}$ einspitzig. Geschlechts- und Analöffnung vielfach in derselben Hautfalte. Die etwa 16 Genera verteilen wir mit Dobson in:

a) Unterfamilie **Soricinae.** Spitze der Zähne rot gefärbt, hinterer unterer M mit 5 Höckern. SOREX L. im Gebiß, $\frac{3.1.3.3}{1.1.1.3} = 32$, sind 5 obere einspitzige Zähne; Schwanz lang; Geschlechts- und Analöffnung getrennt; Ohren deutlich. Die etwa 60 beschriebenen Arten bewohnen das nearktische und paläarktische Gebiet. Die größte Verbreitung über Europa und Asien hat *S. araneus* L. mit zahlreichen Unterarten. Zwergform ist *S. minutus* L. (pygmaeus Pall.) mit höchstens 60 mm Kopf-Rumpflänge; nördlich eurasiatisch. Die Fortpflanzung beider dauert von April bis September; 5—8 nackte Junge in je einem Wurf. Der nächste orientalische Verwandte ist SORICULUS Blyth. NEOMYS Kaup (Crossopus Wagl.), unterscheidet sich durch $P\frac{2}{1}$, also 30 Zähne und nur 4 einspitzige. Anal- und Geschlechtsöffnung in einer Hautfalte, Schwanz und Füße mit einem Saum steifer Haare. *N. fodiens* Schreb. Wasserspitzmaus. Lebt in Flüssen und Seen in Europa und im westlichen Asien. Die kurzschwänzigen Spitzmäuse: BLARINA Gray, $\frac{3.1.2.3}{2.0.1.3} = 30$ mit ca. 8 Arten und NOTIOSOREX Baird, $\frac{3.1.1.3}{2.0.1.3} = 28$, in Nordamerika.

b) Unterfamilie **Crocidurinae.** Zähne weiß, hinterer unterer M mit 4 Höckern. Von altweltlichen Formen in Europa PACHYURA de Selys.

Mediterran, Afrika und tropisches Asien, $\frac{3.1.2.3}{1.1.1.3} = 30$; in Italien vertreten durch *P. etrusca* Savi (Crocidura suaveolens Blas.). Ist mit höchstens 42 mm Kopf-Rumpflänge das kleinste Säugetier. Crocidura Wagl. mit ähnlicher Verbreitung. Von den fast 100 Arten, kommen 8 im westlichen Europa vor, fehlen aber in Großbritannien und Irland. Am häufigsten *Cr. russula* Herm. (Cr. araneus Blas. nec. L.) und *Cr. leucodon* Herm. in Zentral-Europa, hat nur 28 Zähne. Chimarrogale Anders. fällt auf durch seine Verbreitung vom Himalaja über Nord-Borneo bis Japan. Nord- und ostasiatisch sind Anurosorex A. M. Edw. und Nectogale A. M. Edw.

2. Familie Talpidae. Maulwürfe. Diese in der „Übersicht" genügend charakterisierte Familie unterscheidet sich von den Soricidae sofort durch den vollständigen wenn auch zarten Jochbogen; ferner durch das Gebiß, in welchem meist $\frac{3}{3}$, selten $\frac{2}{2}$ und nur bei Uropsilus $\frac{2}{1}$ I vorkommen, aber niemals $\frac{3}{1}$, ebensowenig wie der 1. untere I besonders verlängert ist. Nur bei Scalops fehlt der untere C; meist sind $\frac{4}{4}$, häufig $\frac{3}{3}$ P. vorhanden. Eine weitere Differenz nicht adaptiver Art ist die Bulla. Über die temperierten Teile, der Alten und Neuen Welt verbreitet, werden die zahlreichen Arten, die teils Gräber, teils aquatile Tiere und dementsprechend adaptiv verändert sind, in zwei einigermaßen künstliche Unterfamilien verteilt.

a) Unterfamilie **Talpinae**. Tympanicum bildet äußeren Gehörgang, ist mit Umgebung verwachsen. Basisphenoid spongiös; Pterygoid aufgebläht, Fossa pterygoidea fehlt. $I\frac{1}{1}$ meist nicht vergrößert. Durch Grabfunktion stark differenzierte Maulwürfe, deren Hand sehr verbreitert ist. Humerus und Clavicula kurz und breit, Manubrium sterni auffallend lang; Ohröffnung im Pelz versteckt, verschließbar, Augen winzig; prädentale Schnauze mit Os praenasale. Talpa L. $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$; Europa bis Zentral-Asien. Von den 4 europäischen Arten hat *T. europaea* L. die weiteste Verbreitung. Der schwarze sammetartige Pelz ist ohne Haarstrich. Gräbt mit den Händen, wirft aber die Erde aus den Gängen des Jagdgebietes. Diese vereinigen sich, aber ohne Regelmaß, in einer kugelförmigen Höhle, die, unter einem hohen „Maulwurfshügel" gelegen, als Nest dient; auch in kalten Wintertagen als Vorratskammer gelähmter Regenwürmer. Hier werden auch, nach 4—6 Wochen Trächtigkeit, im April 3—5, selten 8 nackte Junge geboren. Hält keinen Winterschlaf, nährt sich von Regenwürmern, Insecten und deren subterranen Larven, Schnecken und kleinen Wirbeltieren, die er zutage erbeutet. Bei der kleineren italienischen *T. caeca* Savi soll die Lidspalte vollständig verschlossen und das Tier somit blind sein. Von ähnlich lebenden nordamerikanischen Maulwürfen hat Scapanius Pomel die gleiche Gebißformel, Scalopus Geoffr. aber nur 36 funktionierende Zähne, durch Verlust unten von einem I und von C. Sie unterscheiden sich von den altweltlichen Talpinen durch vergrößerten $I\frac{1}{1}$ und rückgebildeten oberen C. Auch hat *Scalopus*, ein echter Landmaulwurf, Schwimmhäute an den Füßen, was Linné zu dem unrichtigen Namen *S. aquaticus* für die verbreitetste Art verführte.

b) Unterfamilie **Desmaninae** (Mygalinae). Tympanicum bildet keinen äußeren Gehörgang, es ist nicht mit Umgebung verwachsen. Basisphenoid nicht spongiös, Pterygoid nicht aufgebläht, Fossa pterygoidea vorhanden.

$I\frac{1}{1}$ auffallend vergrößert. Einfluß der Grabfunktion tritt zurück; so ist die Clavicula länger als breit, Humerus weniger breit, ebenso Hand. — Durchaus aquatil, mit entsprechend großen Schwimmfüßen, sind Galemys Kaup aus den Pyrenäen und Südfrankreich und der russische und westsibirische Desmana Güldenst. (Mygale Cuv.), letzterer mit in ganzer Länge abgeflachtem langen Schwanz mit subkaudaler Moschusdrüse (Fig. 55). Ihr vollständiges Talpidengebiß mit 44 Zähnen findet sich auch bei dem terrestren nordamerikanischen Parascalops True mit dichtbehaartem Schwanz und lateralen Nasenlöchern und bei der feuchtes Land bevorzugenden und schwimmfähigen Condylura Illig. Die runden Nasenlöcher am Schnauzenende in einer Scheibe, die von taktilen Hautanhängen sternförmig umstellt ist (Fig. 70). Den Spitzmäusen nähern sich die folgenden Genera stufenweise durch zunehmende Verlängerung und Zuspitzung der Schnauze, schmäler werdende Hand und Reduktion im Gebiß. Im chinesischen Scaptonyx A. M. Edw. fehlt nur $I_{\frac{1}{1}}$. Dies ist auch der Fall beim nordamerikanischen Neurotrichus Gthr. mit nur 2 P. Der naheverwandte Urotrichus Temm. von Japan hat zwar noch 3 P, aber nur 1 unteren I. Noch ausgesprochener wird der Soriciden-Charakter bei Uropsilus M. Edw. von Tibet mit nacktem beschupptem Schwanz, der oberirdisch lebt.

Vorgeschichte.

Bereits in den einleitenden Worten zu unserer Taxonomie der recenten Insectivora wurde darauf hingewiesen, daß sie eine Gruppe von polymorphen Säugetieren darstellen, die sich eben deswegen nur schwer zu einer Ordnung zusammenfassen lassen. Auch das lokalisierte, weitauseinanderliegende Vorkommen einzelner Abteilungen, die trotzdem genetischen Zusammenhang verraten, befestigt den Eindruck, daß man es mit Überresten einer früher reicheren Gruppe von Tieren zu tun habe, die ehemals eine allgemein weitere Verbreitung hatten, aber einem aussterbenden Stamme angehören, von dem nur vereinzelte Äste sich bis heute erhielten. Deren ursprünglicher Zusammenhang wird eben durch die heutzutage fehlenden Zwischenglieder verdunkelt. Damit auch ihr Zusammenhang mit anderen jüngeren Stämmen der Monodelphia, die zu späterer Blüte kamen. Daraus folgt aber nicht, daß die Ansicht Huxleys ihre Berechtigung verloren hätte, in den Insectivora eine primitive und zentrale Gruppe der Monodelphia zu sehen, die eben verwandtschaftliche Beziehungen zu verschiedenen Stämmen der Monodelphia hat. Daraus folgt ebensowenig, daß es fehlerhaft sei, eine Ordnung der Insectivora anzunehmen zur Aufnahme einer recenten Gruppe archaischer Säuger, die zwar durch adaptive Veränderungen in mancherlei Hinsicht sich weit von ihrem Ausgangspunkt entfernt haben, daneben aber durch eine Anzahl primitiver Merkmale vereinigt sind, welche sich in der vorliegenden Kombination bei anderen recenten Säugern nicht wiederfinden, wenn man auch über deren Inhalt verschiedener Meinung sein kann. Das eben angedeutete Bestehen verwandtschaftlicher Beziehungen zu verschiedenen Stämmen der Monodelphia äußert sich auch in dem Auseinandergehen der Auffassung verschiedener frühtertiärer Formen, die von dem einen ihnen, von anderen den + Creodonta, den + Protungulata (+ Condylarthra) oder den Primaten zugeteilt werden.

Hauptsächlich von diesen Merkmalen ausgehend, hat, ähnlich wie ich es früher versuchte, so auch Gregory in seinem ausgezeichneten Werke „Orders of Mammals" ein Bild entworfen von den prätertiären Ahnen der Insectivora. Es waren insectivore Tiere von kleiner Statur, die sich vermutlich früh in zwei Stämme spalteten, die unseren heutigen Menotyphla, wenigstens den Tupaiidae, und den Lipotyphla entsprachen. Erstere paßten sich der semiarboricolen Lebensweise an, ohne es zu eigentlicher arboricoler Fußstruktur zu bringen. Letztere blieben terrestrisch, plantigrad, pentadaktyl; der Carpus mit Centrale, getrenntem Scaphoid und Lunatum, vielleicht auch früh auftretender Neigung zur Verschmelzung von Tibia und Fibula. Der Talus mit breiter, untiefer kurzer Trochlea, von Innen begrenzt durch einen scharfen Kamm; ein Foramen tali fehlte. Die Extremitäten waren noch niedrig und hoben den Körper nur wenig über den Boden. Dadurch war die Bewegung keine schnelle. Diesen Nachteil kompensierte die kleine Statur, die nächtliche, wenigstens verborgene Lebensweise. Trotzdem äußerte sich die Differenzierung der Gliedmaßen bereits in der Crista deltoidea des Humerus, im Trochanter tertius; übrigens war Scapula und Ilium noch schmal. Vielleicht war die Hand einigermaßen prehensil, wofür die Lage des Ellenbogens spräche. Grabfunktion kam erst später zur Ausbildung. Es waren makrosmatische Placentalia mit niedrig organisiertem Gehirn, deren Kopf trotzdem verhältnismäßig groß war gegenüber dem kleinen Körper. Sein Gesichtsteil war verlängert, die Nasenlöcher endständig in einer röhrenförmigen, vermutlich durch Knorpel gestützten Schnauze; Tympanicum ringförmig. Höchstens 20 thoracolumbale Wirbel; Schwanz lang. Orbita und Temporalgrube in weiter Verbindung; Jochbogen mit Jugale; Lacrymale mit facialem Foramen lacrymale (?). Gebiß $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3} = 44$, ausgesprochen diphyodont, mit Zahnwechsel erst im erwachsenen Tier; das Milchgebiß jedenfalls funktionierend mit den Molaren. Erst jüngeren Datums ist die Tendenz zur Monophyodontie sowie die Neigung zu Reduktion der Antemolaren und zur Diprotodontie der Incisivi. Nach Gregory wich früh die nach der Medianlinie zu konvergierende Richtung der Reihe der Incisivi einer anteroposterioren Richtung, die sie von ancestralen Primaten mehr noch von Creodonten unterscheidet. Unentschieden ist noch, ob die Zweiwurzeligkeit des C, häufig verbunden mit prämolariformer Krone, ein ursprüngliches Merkmal ist wie Leche will (s. oben). Wäre dem so, so lieferte es ein gutes Merkmal gegenüber den ancestralen Polyprotodontia, Creodonta, Primates und basal-eocänen Protungulata, die nach Gregory wahrscheinlich kleine, normale, caniniforme C hatten. Die oberen M waren schmale aber hohe trituberkulare Zähne mit **V**-Muster und Cingulum, die an jurassische Tuberculata erinnern und der Ausgangspunkt waren der Krone heutiger Insectivora. Wie diese hatten ihre Ahnen Testicondie und einen Uterus bicornis.

Dieses theoretische Bild enthüllt uns aber nicht die früheste Geschichte der Insectivora, die wir wohl im Cretaceum ihren Anfang nehmen lassen dürfen. Kurz nachdem dies niedergeschrieben war, wurden die wichtigen Funde von Granger in der oberen Kreide der Mongolei durch Gregory und Simpson bekannt. Sie wurden auf S. 89 besprochen und führten zu dem wichtigen Schluß, daß die vier beschriebenen Arten in die zwei Familien der + **Deltatheriidae** und + **Zalambdalestidae** untergebracht und diese als Insectivora bewertet wurden, wobei + *Deltatherium* sich den + Creo-

donta zu nähern scheint. Sie liefern den Beweis, daß diese cretaceischen Insectivora bereits in zwei Stämme sich teilten und damit andeuten, daß sie bereits eine weiter zurückreichende Vorgeschichte hinter sich haben.

Dieses wichtige Material von Schädeln gibt uns aber zur Zeit, ebensowenig wie unser obiges theoretisches Bild, ein genügendes Mittel an die Hand zu entscheiden, was wir von paläocänen und eocänen Fossilen unter Insectivora aufzunehmen haben. Sie haben eben mit letzteren eine Menge primitiver Merkmale gemein. So kam man dazu, viele derselben, weil man keinen anderen Weg wußte, einfach den Insectivora einzureihen. Es sei denn, daß sie daneben Merkmale besaßen, die es gestatteten, sie in andere Ordnungen unterzubringen, oder daß man es wagte, sie zu eigenen Ordnungen zu erheben.

Es handelt sich eben um das oben angedeutete Bestehen verwandtschaftlicher Beziehungen zu verschiedenen Stämmen der Mono-

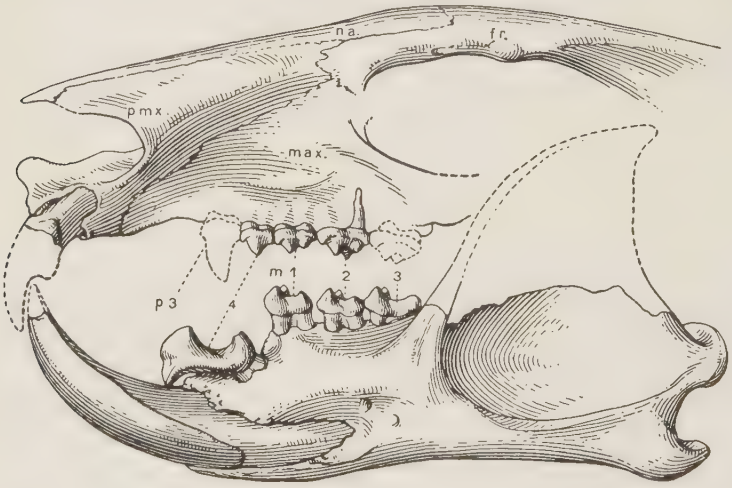


Fig. 75. Stehlinius uintensis Matth. aus dem Obereocän, Utah. Rekonstruktion des zerdrückten Schädels. Nach Matthew. *fr* Frontale; *max* Maxillare; *na* Nasale; *pmx* Praemaxillare.

delphia, woraus sich das Auseinandergehen der Auffassungen verschiedener frühtertiärer Formen erklärt, die von dem einen den Insectivora, von anderen den + Creodonta, + Protungulata oder Primates zugeteilt werden. Solches Los traf die + **Hyopsodontidae** Schlosser: eine bereits im Eocän erloschene Familie, die früher, und von manchen auch jetzt noch, den Insectivora angereiht wird, wobei meist gleichzeitig Beziehungen zu den Primates erkannt wurden. Nach den neuesten ausführlichen Untersuchungen von Matthew (1924) gehören sie den Protungulata (+ Condylarthra) an. Nach demselben Autor gilt das gleiche für die + **Pteriptychidae** und + **Mioclaenidae.** Unsicher ist auch die Stellung der + **Mixodectidae** Cope, eine ebenfalls bereits im mittleren Eocän Nord-Amerikas erloschene Familie, die wegen des vergrößerten unteren I, die oberen sind unbekannt, als + **Proglires** Osborn als Unterordnung der Rodentia betrachtet wurden (s. bei diesen). Bei Schlosser fanden sie einen Platz unter den Insectivora. Nach Stehlin ver-

raten sie, zusammen mit den + **Microsyopidae,** Zusammenhang mit den + **Plesiadapidae** und gehören damit unter die Primaten, da er sie in die Verwandtschaft der Chiromyidae bringt; das würde dann auch gelten für den eocänen + *Stehlinius* Matth. Aber Matthew (1918), indem er den Zusammenhang des mitteleocänen + *Apatemys* Marsh und seiner ebenfalls nordamerikanischen Verwandten mit den + Plesiadapidae erkennt, beläßt er letztere unter den Insectivora, obwohl er ebenso wie Gregory zugibt, daß sie der Wurzel der Primates nahestehen. Will man die + Plesiadapidae unter den Insectivora belassen, dann wäre ihr Platz wohl am ehesten in der Nähe der Tupaiidae.

Bei diesem Tatbestande wird man der Auffassung Winges bezüglich der Genealogie der Insectivora wenig Beifall schenken können. Diese ist fast ausschließlich aufgebaut auf das Gebiß, während sich doch gezeigt hat, daß ein „insectivores" Gebiß vielen früh tertiären Säugern eigen ist, auch wenn Schädel und Skelet andere verwandtschaftliche Beziehungen ausweist. Umgekehrt können letztere, worauf Matthew, dem wir in erster Linie unsere Kenntnis der frühtertiären Insectivora verdanken, hinweist, solche der Insectivora sein, wie bei + Pantolestidae, deren Gebiß sie den + Creodonta zuweist. Winge leitet also die Insectivora von Galeopithecidae her, von denen uns zum Teil nur stark spezialisierte Formen bekannt sind. Trotzdem soll aus ihnen ein Zweig hervorgegangen sein, die + Leptictidae, unzweifelhafte Insectivora, denen wir unten noch als Verwandten der Erinaceidae begegnen werden. Diese + Leptictidae sollen sich dann verteilt haben in die später näher zu besprechenden + Tillotheriidae, ferner in die + Pteriptychidae, die oben als vermutliche Protungulata erwähnt wurden und drittens in die + Stylinodontidae, denen wir als + **Ganodonta** bei den Edentata begegnen werden. Dieser Stammbaum ist überdies ein rein struktureller, der die zeitliche Folge der Geschlechter nicht beachtet. Auch der andere Zweig, der aus den Galeopithecidae hervorgegangen sein soll und die recenten Familien der Insectivora umfaßt, leistet unserer Auffassung nicht Genüge. An seiner Wurzel sollen die Tupaiidae stehen, aus denen sich die Macroscelididae, Talpidae usw. sollten entwickelt haben. Dies scheint uns nicht möglich, nachdem wir oben wiederholt dargelegt haben, daß bereits in weitentlegener Zeit die Tupaiidae von den übrigen Insectivora sich abgetrennt haben und ihre eigenen Wege gingen, die sie in die Nähe des Anfanges der Primates führten, aber nicht zu den lipotyphlen Insectivora, deren Vorfahren sie nicht sein können.

Von Vorfahren der recenten Tupaiidae ist nichts mit einiger Sicherheit bekannt. Provisorisch hat man ihnen + *Entomolestes* Matth. aus dem nordamerikanischen, und + Adapisorex Lemoine aus dem französischen Eocän zugeteilt; vielleicht mit mehr Recht, wenigstens von einem zoogeographischen Gesichtspunkt aus, den neuerdings aus dem Oligocän der Mongolei beschriebenen + Tupaiodon von Matth. u. Granger.

Durch paläontologische Befunde ist uns über die Vorgeschichte der Macroscelididae ebensowenig etwas bekannt. Ihre gebräuchliche Vereinigung mit den Tupaiidae zu den Menotyphla ist eine künstliche, aufgebaut auf mancherlei strukturell Gemeinsamem, dem aber nur ganz entfernter genealogischer Zusammenhang zugrunde zu liegen braucht. Nach Winge und Carlsson besteht solcher Zusammenhang eher mit indifferenten Erinaceidae, wie die Gymnurinae.

Ohne jeden Zusammenhang mit lebenden Formen ist die Familie der + **Pantolestidae.** Ursprünglich als Angehörige der Artiodactyla aufgefaßt, hat erst Matthew in ihnen Insectivora erkannt, allerdings von archaischem und eigentümlichem Bau. Das Gebiß $\frac{3.\ 1\ 4.\ 3}{2.\ 1.\ 4.\ 3}$ von primitivem, indifferentem Charakter gleicht dem der primitiven Creodonta; es hat große C und massive, nicht angeschlossene I, übrigens spezialisiert, am ehesten in omnivorer Richtung, obwohl die C die eines Raubtieres sind; jedenfalls tritt der insectivore Charakter zurück, entsprechend der Größe, welche die eines Stachelschweines erreichte. Schädel verlängert, in seinem Gesichtsteil kurz, breit, mit weiten Nasenlöchern, großen Intermaxillaria, großem facialen Lacrymale, großem Foramen infraorbitale, ohne Spur einer Scheidung von Orbita und Temporalgrube, mit Sagittalkamm, transversaler Fossa glenoidea, Beginn einer alisphenoiden Bulla auditiva (Tympanicum unbekannt). Der massale Unterkiefer hat einen queren Proc. condyloideus, einen nach hinten gerichteten, verdickten Proc. angularis, der an die hypertrophische Entwicklung dieses Processus vieler Insectivora erinnert. Mit diesem stimmt auch überein das unter $M\frac{1}{1}$ gelegene Foramen mentale. Das distale Ende von Tibia und Fibula verschmolzen, wie meist bei Insectivora, aber nicht bei + Creodonta und Carnivora. Talus wie bei Insectivora mit weiter, untiefer, wenig schräger Trochlea, mit ausgesprochenen seitlichen Leisten, kurzem Hals und umfangreichem, konvexem Kopf. Die Spezialisierung der Gliedmaßenknochen, nämlich der Charakter der Füße mit verlängerten Fingern, deren verbreiterte Enden mit abgeflachten Klauen ausgerüstet sind; ferner die beschränkte Beweglichkeit der Phalangen, die verbreiterte Schnauze, veranlaßten Matthew, für die + Pantolestidae aquatische Lebensweise anzunehmen. + *Pantolestes* Cope mit mehreren Arten aus dem mittleren Eocän Nord-Amerikas. Zweifelhaft ist, ob die untereocäne + *Palaeosinopa* Matth. hierher gehört und ob diese in dem gleichalterigen + *Adapisorex* von Epernay wenigstens zum Teil einen Vertreter findet.

Die **Lipotyphla** sind mit ziemlicher Sicherheit im nordamerikanischen Eocän und Oligocän durch die Familie der + **Leptictidae** Gill vertreten. Es waren, soweit bekannt, weder grabende noch baumbewohnende, makrosmatische Tiere mit kleinen, furchenlosen Hemisphären, gestrecktem Schädel und langer Schnauze, schlankem Jochbogen, ovaler Orbito-temporal-Grube, nicht gefenstertem Gaumen, der nicht in einer transversalen Endleiste endet; ohne Proc. tympanicus des Basisphenoid, der des Alisphenoid vorhanden. An der Hand der Figuren von Douglass führte ein Vergleich von + *Ictops*, dem primitivsten Geschlecht, mit dem ihm consanguinen Erinaceus Gregory zum Schluß, daß ersterer der weit primitivere ist, durch die lange schlanke Schnauze, die kleinen subcaniniformen oberen C, die nach vorn gerichteten unteren I, die sehr primitive schmale trituberkulare obere M, durch schlanke Mandibel, horizontales, gut entwickeltes Jugale, nicht ausgehöhltes Basisphenoid, durch die geschiedenen Proc. postglenoideus und posttympanicus usw. Lauter Merkmale, die man bei einem Vorfahren der Erinaceidae erwartet, von denen aber manche auch den Vorfahren der Tupaiidae angehören mögen. Von den am besten bekannten Geschlechtern nennen wir + *Ictops* Leidy aus dem Unter- bis Mitteloligocän, mit zahlreichen Arten, von denen + I. acutidens noch die 3 kleinen unteren I bewahrt hat. Ferner + *Leptictis* Leidy, Oligocän.

Im Gebiß, mit 4 P, von denen der 4. molariform ist, hat das **V**-Muster der M Anlaß gegeben, auch an genetische Beziehungen zwischen + Leptictidae und Centetidae zu denken. Leche (1907) hat aber nachgewiesen, daß dieser zalambdodonte Charakter des Gebisses bei beiden Familien auf ganz verschiedene Weise zustande kam und daß das Gebiß kein historisches Material liefert für die Vorgeschichte der Centetidae. Wohl aber liegen die + Leptictidae, in einer zur Zeit noch unbekannten Weise, an der Wurzel der heutigen altweltlichen Erinaceidea. Von diesen: Gymnura, Hylomys und Erinaceus, nimmt nach Leche Hylomys eine Mittelstellung ein, gleichzeitig das primitivste Stadium, das sich noch am nächsten an + *Neurogymnurus* Filhol, aus dem oberen Eocän von Frankreich, anschließt. + Neurogymnurus (+ Cayluxotherium Filh.) elegans Filh. besitzt im Gebiß und Schädelbau alle Eigenschaften, die man bei der direkten Stammform aller Erinaceidae, sowohl der fossilen als der lebenden, zu erwarten berechtigt ist. Seine volle Zahnzahl setzte Hylomys und Gymnura fort. Rückgang der Antemolaren hinter den vorderen I trat dagegen bei + *Palaeoerinaceus* Filh., aus dem unteren Miocän von Frankreich, auf und setzte sich fort bei unseren heutigen Erinaceus-Arten. Von letzteren unterscheiden sich die fossilen Vorgänger durch niedrigere Differenziation, aber von der Art, „daß bei einer auf genealogischer Basis gebauten Klassifikation die beiden Palaeoerinaceus-Arten auf keine generische Sonderstellung Anspruch machen können" [Leche]. Erinaceus trat demnach bereits im unteren Miocän auf. Er ist somit das älteste lebende Säugetier, da Tapirus und Hyomoschus erst im mittleren Miocän erscheinen. Ganz neuerdings wurde durch Simpson der Familie der + Leptictidae das Genus + *Gypsonyctops*, was bereits auf S. 89 erwähnt wurde, eingereiht. Dieser Fund entlehnt seine Wichtigkeit hauptsächlich der Tatsache, daß er in der Hell Creek-Formation gemacht wurde, die der oberen Kreide zugeteilt wird.

Den **Gymnurinae** gehört auch wohl der europäische obermiocäne + *Galerix* Pomel an mit $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$, vierseitigem M und kräftigem C; unrichtigerweise früher den Tupaiidae zugerechnet.

Die Genealogie der **Centetidae**, von der eben gesprochen wurde, ist in ein neues Licht gerückt durch den basal eocänen + *Palaeoryctes*, den Matthew (1913) mit der Art + *P. puercensis* beschrieb. Er soll nach ihm in mancherlei Hinsicht Microgale sich nähern, der nach Leche und Gregory als der primitivste Centetidae galt, er soll aber in seinem basikranialen Bau noch primitiver sein. Bestätigt sich die Zugehörigkeit zu den Centetidae, so können wir, mit Matthew, die letzteren als die ältesten lebenden Monodelphia bezeichnen.

Die **Soricidae** stehen nach Leche den Centetidae, wie sie durch Microgale und Geogale vertreten werden, noch am nächsten durch die allgemeine Form des Schädels, den starken Proc. postglenoideus, den Mangel des Jochbogens, den Bau des hinteren Abschnittes des Gaumens, den Bau der M, das Vorhandensein einer äußeren Kloake. Über ihre Genealogie läßt sich aber mit Sicherheit nur sagen, daß Genera, wie *Sorex* L., *Crocidura* Wagl. vom Oligocän an in Europa vertreten sind.

Die heutigen **Talpidae** haben Vorgänger in + *Amphidozotherium* Filh. aus dem Oligocän von Quercy mit Talpiden-Humerus. Das Genus *Talpa* ist in verschiedenen Formen vom Oligocän in Europa und vom Miocän in Nord-Amerika nachgewiesen worden. Daß + *Nyctitherium* Marsh (+ Talpavus

Marsh) nicht zu den Ahnen gehört, wurde oben erwähnt. Hier sei noch + *Proscalops* Matth. erwähnt, der deutlich den Zahnbau der Desmaninae zur Schau trägt. Die recenten europäischen **Desmaninae** sind erst aus dem Plistocän bekannt.

Schließlich sei noch der **Chrysochloridae** gedacht. Nicht, daß die Paläontologie uns deren Ahnen kennen lernte. Allerdings hat Matthew die treffende Ähnlichkeit hervorgehoben, welche der Schädel des nordamerikanischen untereocänen + *Xenotherium* Douglass, mit der einzigen Art + X. unicum Dougl., die Douglass den Monotremen nahe stellte, mit Chrysochloris aufweist. Matthew kam weiter zur Vermutung, daß der von ihm aus gleicher Formation beschriebene + *Apternodus* wenigstens eine nahe verwandte Form sei. Wäre dies der Fall, so würde allerdings die Ansicht von Matthew an Wahrscheinlichkeit gewinnen, daß + Xenotherium in den Kreis der Chrysochloridae gehöre. Nun hat aber neuerdings Zdansky den berechtigten Einwurf gemacht, daß man sich nicht vorstellen könne, wie die ausgesprochen insectivoren Zähne von + Apternodus in den einfachen Alveolen von + Xenotherium sitzen konnten. Dessen Zähne sind nämlich zur Zeit unbekannt; die Alveolen verraten aber, daß sie einfache Wurzeln hatten, wie sie von Insectivora unbekannt sind. Zdansky kommt denn auch zum Schluß, daß + Xenotherium ein Edentate war, von dem man allerdings vorläufig nur sagen kann, daß er durch Grabfunktion hochspezialisiert war in der Richtung von Chrysochloris, Notoryctes und + *Necrolestes* Ameghino.

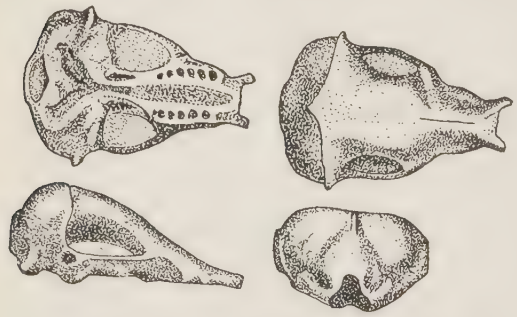


Fig. 76. Xenotherium unicum Dougl., nat. Gr. Nach Douglass. Man beachte in der obersten Figur die einfache Form der Alveolen.

Letztgenanntes Tier, durch Ameghino in der Art + N. patagonensis Amegh. im Tertiär Patagoniens entdeckt, wurde von ihm, ebenso wie die jurassischen + **Stylacodontidae,** als Verwandter der Chrysochloridae erklärt. In der Tat ist die Form der M bei den 3 genannten Formen analog. Das gilt aber auch für die Centetidae, Solenodontidae und den Marsupialier Notoryctes, so daß es eine Molarenform hohen Alters ist, deren phylogenetische Anwendung zur Vorsicht mahnt. Aus weiterem Material aus dem Obermiocän schloß dann Scott (1905), daß + Necrolestes zwar kein Ahne von Chrysochloris sei, daß aber direkte genetische Beziehungen zwischen beiden bestehen in der Weise, daß beide demselben Stamme entsprossen, dessen einer Zweig in Süd-Amerika einwanderte und + Necrolestes lieferte. Leche (1907) vermißt aber den Nachweis, daß + Necrolestes unbedingt ein Insectivore sei und nicht ein Beuteltier. Seine Ähnlichkeiten mit Chrysochloris können ebensogut konvergenter Art sein, wie die vielen Konvergenzerscheinungen zwischen Chrysochloris und Notoryctes (S. 73). Auch zoogeographisch würde es keine größeren Schwierigkeiten machen, in + Necrolestes ein Beuteltier zu sehen, wonach die Familie der + Necrolestidae

Scott einen Platz in der Nähe der Didelphyidae in weiterem Sinne einzunehmen hätte. Dafür würde auch sprechen das Gebiß: $\frac{4.\ 1.\ 3.\ 3}{4.\ 1.\ 3.\ 3}$ mit normalem C, zweiwurzeligem P $\frac{3}{3}$, oben hypselodont und, wie die M trituberkular, unten mit Vorder- und Hinterspitze. Auch Winge ist ähnlicher Ansicht; er bringt + Necrolestes in seine Familie + Cladictidae unter, die ungefähr

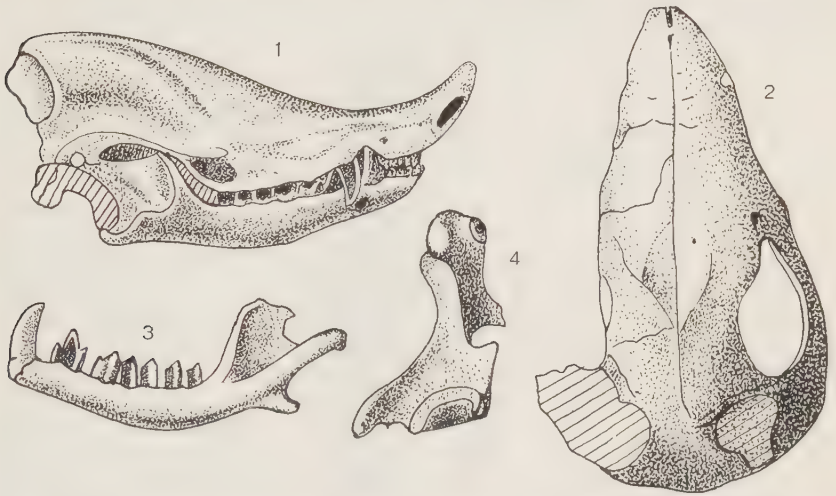


Fig. 77. Necrolestes patagonensis Amegh. 1 Schädel von rechts; 2 von oben; 3 linker Unterkiefer; 4 rechter Humerus von vorn. $^2/_1$ nat. Gr. Nach W. B. Scott.

unseren + Prothylacinidae (S. 81) entspricht und sozusagen südamerikanische erloschene Dasyuridae darstellt.

IV. Ordnung: Chiroptera.

Die Fledermäuse sind die einzigen Säugetiere, die wirklich fliegen können. Alle übrigen, die gleichfalls Flughäute haben: Galeopithecus, verschiedene Arten von Beuteltieren und Nagern, können sich mit denselben niemals in die Luft erheben, sie wirken nur als Fallschirm und befähigen die Tiere zu weitem, schwebendem Sprunge von erhöhtem, vorab erklettertem Punkte aus (vgl. unten S. 161). Vielseitig hat das Flugvermögen auf die Fledermäuse eingewirkt. Der dazu erforderliche Apparat gab zunächst Anlaß zur Umformung der Gliedmaßen und der bekleidenden und benachbarten Hautdecke. Der Körper wurde aber auch weiter beeinflußt, so selbst, daß das saugende Junge die Beeinflussung verrät.

Unsere Fig. 78 deutet an, daß die vollständige Flughaut (Patagium) der Säuger aus 3 Abteilungen bestehe: dem Propatagium, das sich zwischen Kopf und Hals einerseits, den Vorderextremitäten andererseits ausdehnt; dem Plagiopatagium zwischen Rumpf und Extremitäten; dem Uropatagium zwischen den hinteren Extremitäten, den Schwanz ganz oder teilweise einschließend. Stets bleibt Hand und Fuß hierbei unverändert. Bei Chiroptera aber, deren Flughaut sich zu wirklichen Flügeln fortentwickelte, sind dagegen die Finger, mit Ausnahme des Daumens, außergewöhnlich verlängert. Das Plagiopatagium ist zwischen ihnen, bis zu ihrer

Spitze ausgespannt und stellt damit ein Chiropatagium dar. H. Allen verteilt deskriptiver Zwecke wegen das Plagiopatagium in ein Endopatagium zwischen Rumpf, Humerus und Hinterextremität und in ein Mesopatagium, das, ersteres fortsetzend, vom Unterarm, Metacarpus und Phalangen des 5. Fingers ausgeht. Unser Chiropatagium, dessen Teile zwischen den Fingern liegen, nennt er Ectopatagium (Dactylopatagium). Das Propatagium erfreut sich nur geringer Ausbildung. Große Verschiedenheit zeigt diesbezüglich das interfemorale Uropatagium, indem es ganz fehlen kann, bald die Schwanzspitze frei läßt, bald dieselbe einschließt, den Schwanz sogar überragen kann.

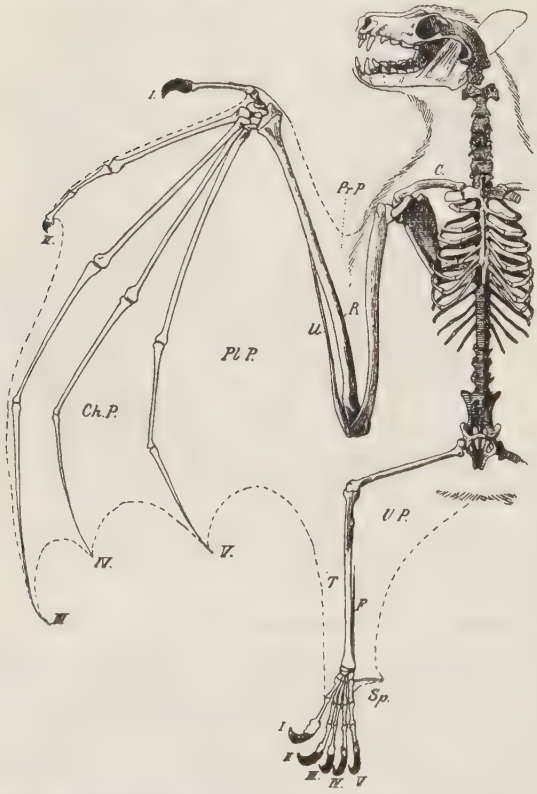


Fig. 78. Pteropus vampyrus L. (edulis Geoffr.). Skelet in den Körperumriß eingezeichnet. *C* Clavicula; *F* Fibula; *ChP* Chiropatagium; *PlP* Plagiopatagium; *PrP* Propatagium; *R* Radius; *Sp* Sporn; *T* Tibia; *U* Ulna; *UP* Uropatagium.

Die Flughaut ist sehr elastisch, größtenteils nackt oder dünnbehaart und leicht zusammenlegbar. Ihre Blutgefäße sind ausgezeichnet durch eine starke Muscularis, wodurch die Venen rhythmisch kontraktil werden. Sinneshaare kommen reichlich vor. Im übrigen ist die Haut charakterisiert durch weiche Haare, deren Rindenlage aus Schraubengängen voneinander dachziegelartig überdeckenden Schüppchen besteht, oder aber letztere stehen in Querreihen und endigen dann häufig mit weit vorspringender scharfer Spitze (Fig. 79). Dadurch kommen auffallende Verschiedenheiten der Haare zustande, die systematischen Wert haben [P. Marchi, Dobson]. Die Haare stehen bald vereinzelt und unregelmäßig verbreitet, bald in Gruppen, jedoch ohne jeden primitiven Charakter.

H. Allen meint, daß das Haarkleid bei Formen, die in Ruhe senkrecht hängen (Fig. 80), besser entwickelt sei als bei solchen, die gestreckt ruhen. Nahezu nackt ist nur Cheiromeles. Schuppen fehlen der Haut; höchstens kommt es zu einer unregelmäßigen Querfelderung der Füße und des Daumens.

Hervorragend ist die Befähigung der Haut, Drüsen zur Ausbildung zu bringen. Tubulöse Drüsen kommen wohl allgemein vor, sie können selbst in der Zweizahl unmittelbar neben einem Haarfollikel ausmünden.

Wohl bei der Mehrzahl der Fledermäuse vereinigen sich Hautdrüsen, und zwar, wo nicht ausschließlich, dann doch in erster Linie alveoläre Drüsen, zu größeren, meist äußerlich erkennbaren Gebilden, die häufig unter Beteiligung der Hautdecke als solcher umfangreiche Drüsenkörper darstellen und als „Drüsensäcke" an sehr verschiedenen Körperstellen auftreten können. Da sie als Regel nur beim Männchen vorhanden, jedenfalls beim Weibchen rudimentär oder wenigstens geringer entwickelt sind, so ist dies ein Hinweis, daß sie zum Geschlechtsleben in Beziehung stehen und daß ihre stark riechenden Sekrete vielleicht als Excitans vor der Begattung wirken. Aus alveolären Drüsen, wohl meist aber mit darunter lagernden tubulösen, bestehen die Gesichtsdrüsen, die bei vielen Microchiroptera längs dem Oberkieferrande gegen das Auge sich erstrecken. Von den Männchen zahlreicher Phyllostoma-Arten beschrieb Dobson einen Drüsensack hinter dem Nasenaufsatz mit einem Haarpinsel auf dem Grunde, der umgestülpt werden kann. Er tritt auch, handschuhfingerartig ausstülpbar, mit einem Haarbüschel an seiner Basis bei manchen Arten von Hipposiderus auf. Bei Taphozous liegt solcher Drüsensack zwischen den Unterkieferhälften, bei anderen (Cheiromeles) in der Kehlgegend; bei Saccopteryx als weiter, stark riechender Sack im proximalen Teil der Flughaut, bei Noctilio am Scrotum.

Fig. 79. Haare von a Glossophaga soricina; b Megaderma spasma; c Nycteris thebaica; d Nyctinomus brasiliensis; e Molossus rufus. Nach P. Marchi, schwach vergr.

Megachiroptera haben ausgebreitete Drüsenfelder. So die Schulterdrüsen von Epomophorus: verschieden tiefe Säcke, kurz vor dem Ursprung des Propatagiums, mit einem erektilen und retraktilen Pinsel steifer Haare. Bei Pteropus und Verwandten findet sich jederseits am Nacken eine Nackendrüse mit einem Nackenpinsel von steifen glänzenden Haaren; ein ausgebreiteteres Drüsenfeld bei einzelnen Pteropus-Arten, das in beiden Geschlechtern auftritt, den widerlichen Geruch dieser Tiere hervorruft und sich mit einer, auch in der Färbung vom übrigen Körper abweichenden Behaarung verbindet. Auch in der analen und perinealen Gegend treten Drüsenbildungen auf. In letztere Kategorie gehören die paarigen „Moschusdrüsen" von Noctilio, die in einen hinter dem Penis liegenden unpaaren Sack ausmünden. Auffallender sind die „Drüsenkissen" [Monticelli], die bei Eonycteris spelaea beim Weibchen, jederseits von der Urogenitalöffnung, sich finden; beim Männchen, wo sie weit umfangreicher sind, an der Hautstelle, die — wenn die Testikel ausgestülpt sind — auf der Höhe des temporären Scrotums liegt.

Milchdrüsen und Zitzen treten als Regel in der Zweizahl auf, und zwar die Zitzen meist in der Nähe der Achselhöhle, seltener rein pektoral, in der Mitte des Außenrandes des Musc. pectoralis. Bei Cheiromeles gar subaxillar an der Basis des Plagiopatagiums, die bei verschiedenen Arten, durch hohen Ursprung der Flughaut, am Rücken liegt; bei Cheiromeles aber

eine Höhle bildet, die am Eingang eingeengt ist und die Neugeborenen vorübergehend aufnehmen kann. Ausnahmsweise kommen pektorale und axillare Zitzen gleichzeitig vor (Lasiurus [Leche]; Phyllorhina und Nycteris [Allen]). Außerdem hat Leche festgestellt, daß zitzenartige Gebilde in der Schamgegend, die von Megaderma und Rhinolophus lange bekannt sind, bei Phyllorhina wirkliche Zitzen sind mit entsprechender Milchdrüse. Daß letztere ausnahmsweise auch beim Männchen funktionieren kann, behauptet Dobson für Cynopterus und Cynonycteris.

Die Neigung der Haut zu Faltenbildungen (Flughaut, Drüsensäcke) äußert sich auch anderwärts, teilweise wohl um Sinnes-(Tast-)haaren, Tastorganen überhaupt, Gelegenheit zur Ausbildung zu geben. Dies steht in Verbindung mit der fliegenden Lebensweise, gerade bei Dämmerung und während der Nacht, wobei das Tier, nach Spallanzanis Versuchen mit geblendeten Fledermäusen, in erster Linie durch ein äußerst feines Tastgefühl sich leiten läßt. Neuere Versuche von W. L. Hahn machen es wahrscheinlich, daß die dafür benötigten Wahrnehmungen der Verdichtung der Luft zwischen dem fliegenden Tier und dem Gegenstand, dem es sich nähert, zu danken ist. Dieses Tastgefühl werden in erster Linie die von Säugern überhaupt bekannten Vibrissae vermitteln, die auch bei Chiroptera, in der Umgebung des Mundes reichlich entwickelt sind, aber bei ihnen auch anderwärts auftreten, namentlich auf der Flughaut und auf den Ohren. Jedes der zahlreichen, kleinen Tasthaare erhält hier einen Nervenfaden, der die Haarwurzel als Ring umgibt [Schöbl]. Als besondere Hautexkreszenzen zu taktilen Zwecken wären zu nennen: häufiges Auftreten von übermäßig ausgedehnten Ohren, die nebenher auch in ausgiebiger Weise Geräusche auffangen können; verwickelt gebaute Nasenaufsätze, die Anlaß gaben zu den Genusnamen Rhinolophus, Rhinophylla, Rhinopoma usw., von denen aber hervorgehoben werden muß, daß wenigstens die von Leydig und Redtel näher untersuchten sich keineswegs durch Nervenausbreitung auszeichneten. Sie entwickeln sich bei insectivoren, also auf fliegende Insecten Jagd machenden Formen, in der Umgebung der Nasenlöcher, teilweise wohl aus deren Knorpel und Haut. Unter frugivoren Formen tritt nur bei Nyctymene (Harpyia) eine röhrige Verlängerung der Nasenlöcher auf. Außer diesen, meist medianen Nasenaufsätzen können auch laterale Hautfalten in der Umgebung der Schnauze auftreten, wie die Kinnplatten von Macrotus, Mormoops u. a. m.

Fig. 80. Plecotus auritus in hängender Stellung.

Hier sei zum Schlusse der echten Saugscheiben gedacht, wie sie bei keinem anderen Säuger auftreten. Es handelt sich um eine sessile Saugscheibe an der 1. Phalanx des Daumens und um eine kleinere am metatarsalen Teil der Fußsohle, die Zehen selbst sind häutig verbunden und ihre Phalangenzahl ist auf 2 reduziert. Sie finden sich bei der tropisch amerikanischen

Thyroptera und der madagassischen Myzopoda. Diese Saugnäpfe sind wohl eine Weiterbildung der glatten Hautschwielen, die bei verschiedenen Fledermäusen am Daumen und auf der Fußsohle auftreten, besonders stark ausgebildet sind sie bei Eptesicus (Vespertilio) pachypus Temm. wo sie vermutlich als Haftscheiben bei der Fortbewegung auf der Unterlage eine Rolle spielen.

Nur bei Megachiroptera hat der Schädel seine ursprüngliche Form bewahrt und ist auch im Gesichtsteil gestreckt. Bei Microchiroptera ist letzterer verkürzt, zuweilen derart, daß die Gesichtsknochen darunter litten. Ihr Hirnschädel ist gleichfalls verkürzt, dabei aber verbreitert und abgerundet, zuweilen mit Demarkation der darunterliegenden cerebellaren, cerebralen und olfaktorischen Hirnabteilung. Abgesehen von der Tatsache, daß die Nähte der Schädelknochen, namentlich aber die des Gesichts, bei Microchiroptera, früh verschmelzen, influenzierte auf deren Schädel unzweifelhaft die Gewohnheit, Insecten im Fluge zu haschen. Dies forderte eine weite Mundspalte und daneben ein kräftiges Gebiß, dementsprechend starke Ausbildung des Musc. temporalis und der Mm. pterygoidei. Ersterer gab damit Anlaß zu einem Sagittalkamm, der bei den frugivoren Megachiroptera nur angedeutet ist oder erst spät auftritt; ferner zu einer Verbreiterung der Exoccipitalia, die als Platte das Mastoid von außen überdeckt, die Processus paroccipitalis aber frei läßt.

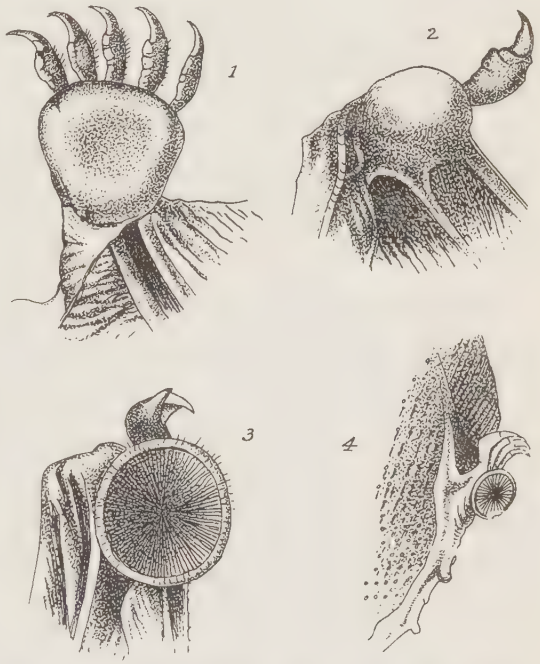


Fig. 81. 1 Sohlenfläche des Fußes, 2 Daumen mit Daumenschwiele von Eptesicus (Vespertilio) pachypus Temm., 3 Daumen mit Saugscheibe, 4 Fuß mit Saugscheibe von Thyroptera tricolor Spix. Nach Dobson. Vergrößert.

Den großen Pterygoidmuskeln entsprechen nach hinten ausgedehnte Pterygoidei. Die Fossae pterygoideae dagegen sind klein. Die Orbita fließt gemeinhin mit der Temporalgrube zusammen; doch kann auch bei Nycteridae, Emballonuridae und Pteropodidae ein Processus postorbitalis am Frontale auftreten, der bei einzelnen der letzteren an der Bildung eines orbitalen Knochenrings mithilft. Aber nur ausnahmsweise ist derselbe bei großen Arten von Pteropus und Acerodon sowie bei Pteralopex im Alter vollständig, wohl entsprechend dem starken Gebiß. Regel ist, daß die Basis des Proc. postorbitalis durch ein Gefäß- und Nervenloch, das dem Foramen supraorbitale entspricht, durchbohrt wird. Ausnahmsweise kann der meist

zarte Jochbogen fehlen (Cheilonycteris, Carollia und andere Phyllostomatidae). Das Foramen lacrymale liegt facial. Der Canalis infraorbitalis ist bei den Macroglossinae und einigen Microchiroptera, Artibeus z. B., ähnlich wie bei primitiveren Mammalia überhaupt, lang mit einem Foramen infraorbitale, das weit entfernt vom unteren Orbitalrand liegt.

Aus der Haltung des Kopfes gegenüber der Wirbelsäule sollte man erwarten, daß die Hinterhauptskondylen nicht die bei Säugetieren gewohnte, nach hinten gerichtete Lage einnehmen würden. Dem ist aber nicht so. Die an den Menschen erinnernde, im Fluge nützliche Haltung, wobei die Schädelbasis einen rechten Winkel bildet mit der Wirbelsäule, wird erzielt durch Krümmung der Halswirbelsäule nach vorn (ventralwärts, I, S. 58).

Die Wand der Schädelhöhle wird namentlich durch die großen Parietalia gebildet. Orbito- und Alisphenoid können teilweise häutig bleiben, so daß das Foramen opticum alsdann der knöchernen Umrandung entbehrt. Das Petrosum, als periotische Kapsel, hat bei Megachiroptera nichts Besonderes, bei Microchiroptera ist das Knochengewebe so sparsam, daß das knöcherne Labyrinth mit seinen halbzirkelförmigen Kanälen und mit der Cochlea deutlich zutage tritt. Letztere hat derartige Ausdehnung, daß dem Basioccipitale zwischen den beiderseitigen Cochleae nur beschränkter Raum erübrigt.

An dem ventralen Verschluß der Wand der Paukenhöhle beteiligt sich zunächst das Tympanicum, das Hufeisen- oder Ringform hat. Bei Megachiroptera ist es schmal und nur selten zu einem Ring geschlossen; selten von etwas größerer Breite und nur ausnahmsweise (Eidolon, Rousettus [Cynonycteris]) zu einem kurzen äußeren Gehörgang ausgezogen. Dies erinnert an den gewöhnlichen Zustand der Microchiroptera, bei denen das Tympanicum weniger primitiv, aber gleichfalls mit dem Schädel nicht verwachsen ist. Der übrige Wandteil der Paukenhöhle bleibt bei Megachiroptera in Hauptsache zeitlebens knorpelig, ein Teil des Knorpels verknöchert aber im Alter zu einem Entotympanicum, das, nach van Kampen, bei Microchiroptera in Gestalt einer sehr dünnen, nicht konkaven Knochenlamelle, die mit dem Tympanicum verwächst, eine einfache Bulla darstellt, die z. B. bei einzelnen Phyllostomatidae erheblich aufgebläht sein kann. Lufthaltige Nebenhöhlen fehlen durchaus.

Die Intermaxillaria sind selbst im gestreckten Schädel der frugivoren Fledermäuse, der lange und schmale Nasalia hat, äußerst klein. Auch dort, wo sie bei ihnen noch am besten ausgebildet sind und sich noch am meisten dem primitiven Zustand nähern, fehlt stets ihr Processus palatinus. Ihr Processus nasalis ist in diesem Falle noch verhältnismäßig gut entwickelt, wird aber bei der Mehrzahl der Arten stets kleiner und schmäler, so daß nur der alveolare Teil, das Corpus also des Intermaxillare, jederseits sich erhält, die beide in der gewohnten Weise einander in der Mittellinie berühren. Unter den Microchiroptera bleibt bei den Megadermatidae ihre Verknöcherung überhaupt aus, so daß der Kieferrand vorn offen bleibt. Bei den übrigen sind die Intermaxillaria mehr oder weniger reduzierte Knochenstücke, die häufig frühzeitig mit den benachbarten Knochen verschmelzen, in anderen Fällen aber nur ligamentös, also bewegbar, mit den Maxillaria verbunden und median durch einen Spalt getrennt sind, der sich mit den Foramina incisiva vereinigen kann.

Der Schnauzenteil des Schädels hat bei Megachiroptera die im allgemeinen konische, nach vorn verschmälerte Form des Insectivoren-Schädels

bewahrt. Auch unter Microchiroptera gibt es einzelne Arten, deren Rostrum der Länge des Hirnschädels gleicht oder nur wenig kürzer ist. Meist aber erfuhr er Verkürzung und daneben häufig Spezialisation. So kann er gegenüber dem Hirnschädel aufwärts abgeknickt sein, bei Mormoops so stark, daß die basi-kraniale und die faciale Achse fast einen rechten Winkel bilden. Oder sein Vorderende ist verbreitert durch starke Ausbildung der Incisivi und Canini. Häufig ist auch sein basaler Teil durch die Sinus maxillares und den Sinus frontalis aufgebläht, was alles dem Gesicht ein auffälliges Aussehen gibt. Naturgemäß werden hierdurch auch der Gaumen und die Nasenhöhle beeinflußt. Bei den Megachiroptera ist ersterer langgestreckt und durch ausgedehnte Gaumenplatten der Palatina nach hinten über die Zahnreihen hinaus verlängert. Die normal gebaute Nasenhöhle fällt nur auf durch das ganz verkümmerte Nasoturbinale und die auf 4 beschränkte Zahl der Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten; das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden, der Sinus frontalis klein. Der Gaumen der Microchiroptera aber liegt entweder in gewohnter Weise in der Flucht der Schädelachse oder er ist nach aufwärts gebogen. Begegnen sich die Intermaxillaria nicht in der Medianlinie, so ist der Gaumen nach vorn offen; er wird hier durch Knorpel ergänzt, der aber auch fehlen kann (Rhinolophidae [Grosser]). Auch die Ausdehnung des Gaumens nach hinten über die Zahnreihe hinaus ist eine verschiedene.

Die Nasenhöhle erfuhr Reduktion infolge Rückbildung des Gesichtsschädels, jedoch in verschiedenem Grade. Bei sämtlichen erlitt das Nasoturbinale Rückgang, der fast zum Schwunde führen kann. Die Ethmoturbinalia sind gering an Zahl, aber noch in zwei Reihen angeordnet und gewunden (Vespertilioniden z. B.); sie scheinen aber bei Rückbildung der Intermaxillaria einfach zu werden und sich auf eine Reihe zu beschränken [H. Allen, Grosser]. Dieser Rückschritt kann sich auch auf das Maxilloturbinale ausdehnen.

Der Unterkiefer der Microchiroptera ist meist ausgezeichnet durch einen nach hinten stark, zuweilen griffelförmig vorspringenden Proc. angularis; der aufsteigende Ast ist gewöhnlich niedrig mit meist breitem Proc. coronoideus für den Ansatz des starken Musc. temporalis; der Proc. articularis ist gerundet. Bei den Megachiroptera steht er auffällig unter dem Einfluß des Gebisses. Der Ausbildung und Stärke desselben entspricht die größere Höhe und der vertikalere Stand des aufsteigenden Astes und namentlich des Proc. coronoideus; auch der Proc. angularis ist stärker, doch stets gerundet und kann schließlich fast fehlen. Der Condylus mandibulae ist merklich verbreitert. Auch die Symphyse zeigt die Anzeichen einer stärker angreifenden Muskulatur bei stärkerem Gebiß und entsprechend stärkerer Kaufunktion.

Deutlich steht das übrige Skelet unter dem Einfluß der Mechanik des Fluges, wie dies namentlich H. Winge minutiös nachgewiesen hat. Dies äußert sich auch im Rumpfskelet. Die Wirbelsäule hat stets 7 Halswirbel; von der Verschiedenheit der Zahl der Rücken- und Lendenwirbel geben einige Zahlen nach Flower ein Bild: 12 + 5 Pteropus, 11 + 7 Hipposideros (Phyllorhina) diadema, 11 + 5 Glischropus (Vesperugo) nanus. Die Sakralwirbel, deren gewöhnliche Zahl bei recenten Arten wohl 3 beträgt, verschmelzen meist mit den Schwanzwirbeln, die ganz rudimentär sein, aber auch bis auf 15 steigen können. Eigentümlich ist die nach vorn konvexe Krümmung der Halswirbelsäule hinter dem Epistropheus; bei Megachiro-

ptera und Phyllostomatidae weniger bedeutend, wird sie bei Vespertilionidae und Rhinolophidae so stark, daß der Hinterkopf dem 1. Rückenwirbel genähert ist. Hierdurch erlangt der Kopf eine mehr oder weniger rechtwinkelige Stellung zur Halswirbelsäule (s. S. 134). Diese ist noch auffälliger bei der gerade entgegengesetzten Krümmung der thoraco-lumbalen Wirbelsäule zu einem dorsalwärts konvexen Bogen. Hierdurch wird der Thoraxraum sehr umfangreich, namentlich in seinem distalen Abschnitt, wodurch er die für Microchiroptera charakteristische, distalwärts glockenförmig ausgeweitete Gestalt bekommt. Hierbei hilft wesentlich mit, daß Sternum und Wirbelsäule nach hinten stark divergieren. Maisonneuve fand bei Vespertilio den Abstand des Processus xiphoideus von der Wirbelsäule ca. $3\frac{1}{2}$ mal so groß als den des Manubrium von der Wirbelsäule. Das Manubrium ist breit, massiv und stark gekielt für den Ursprung der starken Brustmuskeln. Solcher Kiel, jedoch von ersterem geschieden, erhebt sich bei Megachiroptera auch auf dem Mesosternum, das bei den übrigen glatt ist oder höchstens eine Leiste hat. Die mesosternalen Segmente bleiben entweder zeitlebens getrennt oder sie verschmelzen. Solche Verschmelzung kann auch hinsichtlich der Rippen mit den Wirbeln, sogar zwischen benachbarten Rippen eintreten; da ferner die Rippen bis zur Berührung dicht nebeneinanderliegen können, auch die Rippenknorpel früh verkalken, gewinnt der Thorax große Rigidität [H. Allen], was seinen Nutzen haben muß für den Ursprung der Flugmuskulatur.

Die Anforderungen des Fluges erklären auch die starken Claviculae und ihre feste Verbindung mit dem Acromion und am sternalen Ende, nicht nur mit dem Manubrium sterni, sondern auch mit dem verknöcherten Rippenknorpel der 1. Rippe. Der ihr zugehörige 1. Wirbel kann mit dem letzten Halswirbel verschmelzen; bei Rhinolophidae so gründlich, daß die Grenze zwischen ihnen verwischt ist. Bei den Hipposideridae dehnt sich dieser Prozeß auf die beiden ersten Rippen sowie die entsprechenden Wirbel aus. Auf diese Weise entsteht ein knöcherner Gürtel, aus drei Wirbeln und zwei Rippen bestehend, die sämtlich untereinander und mit dem Sternum zu einer Einheit verschmelzen und eine außerordentlich verstärkte Unterlage für den Schultergürtel und damit für die mechanischen Anforderungen der Vorderextremität beim Fluge liefern.

Die Scapula verdankt ihre abgerundete Form namentlich der großen Ausdehnung der Fossa infraspinata; ihr Processus coracoideus ist stets lang und gebogen, bei manchen Vespertilionidae aber gegabelt. Am langen Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum. Sein proximales Ende zeigt systematisch nicht unwichtige Besonderheiten. Den ursprünglichen Zustand behält es bei Megachiroptera und den ursprünglicheren Microchiroptera. Der Gelenkkopf ist gerundet und wird nicht vom Tuberculum majus und minus überragt. Bei weiterer Spezialisation, welche die übrigen Microchiroptera in verschiedenem Grade erfahren, wird der Gelenkkopf stets schmäler und leistenartig gerundet, das Tuberculum majus erhöht sich stets mehr, so daß es schließlich bei Rhinolophidae, Hipposideridae, Vespertilionidae den Gelenkkopf überragt und an seiner Innenseite einen sekundären Gelenkkopf entwickelt, der mit der Scapula artikuliert, wodurch auf dieser eine sekundäre Gelenkfläche sich entwickelt, oberhalb der Fossa glenoidea, welche ungefähr die Hälfte des Ausmaßes der letzteren erreicht. Solchergestalt kommt ein zweites Schultergelenk zustande.

Noch auffallender wird der Einfluß der Mechanik des Fluges auf die übrigen Teile der Vorderextremität. Der Radius wurde erheblich länger als der Humerus; von der Ulna erhielt sich nur das distale Ende, das aber mit dem Radiusende verschmilzt, sowie das Olecranon, das bald frei, bald verwachsen ist. Hieran schließt sich bei Vespertilionen ein haarfeiner Knochenfaden an [Leche], der die halbe Länge des Radius erreichen kann. Im übrigen fehlt das Mittelstück der Ulna. Diese Reduktion erfährt sie aber erst während der Entwicklung, da sie vollständig knorpelig angelegt wird. Das Ellenbogengelenk ist das einfachste Scharniergelenk; die Flugbewegung stellt denn auch keine andere Anforderung an dasselbe als ausgiebige Streck- und Beugebewegung.

Auch das Radio-carpal-Gelenk sowie das Carpo-metacarpal-Gelenk sind ausgiebiger Beugung und Streckung fähig. Erstere wird gefordert für das Einschlagen der Flügel in der Ruhe. Hierbei wird der verlängerte 2.—4. Finger im Handgelenk derart abwärts gebogen, daß sie wie die Rippen eines Schirmes aneinander gedrängt eingefaltet und dem Vorderarm angelagert werden. Dieses solchergestalt entstandene Bündel legt sich dann der Körperseite an. Das Radio-carpal-Gelenk kommt zustande durch die distalen Enden von Radius und Ulna, mit denen die drei Carpalknochen artikulieren, die zu einem Knochenstück sich vereinigen, zuweilen jedoch bleibt das Triquetrum frei; Scaphoid und Lunatum aber verschmelzen stets. Mit ihnen verbindet sich das Centrale, das Lebouco embryonal antraf.

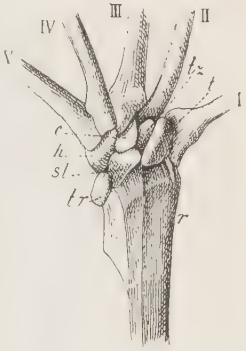


Fig. 82. Myotis myotis (Bechst.) (Vespertilio murinus Schreb.). Carpus von der Dorsalseite, $^3/_1$; *c* Capitatum; *h* Hamatum; *r* Radius; *sl* Semilunare; *t* Trapezium; *tr* Triquetrum; *tz* Trapezoid; *I*—*V* proximales Ende des 1.—5. Metacarpale. Nach Maisonneuve.

In der distalen Reihe ist das Trapezium groß und dehnt sich auf Kosten des Trapezoid aus; es hat denn auch den großen, beweglichen Daumen zu tragen, den einzigen Finger, der meist normal bleibt. Das Pisiforme ist nach der Mitte der Handwurzel verschoben. Einzig der Daumen ist nicht in die Flughaut aufgenommen und ist stets mit einer Kralle versehen. Nur bei Thyroptera und Myzopoda liegt er fast ganz in der Flughaut. Hier ist der Daumen ausgezeichnet durch eine große Saugscheibe (Fig. 81). Anderwärts trägt der Daumen eine Kallosität; vielleicht entspricht diese der Gewohnheit, auf dem Daumen zu ruhen, wie dies der Fall ist bei den Fledermäusen, die in der Ruhe nicht hängen, sondern der Unterlage aufliegen. Die übrigen Finger sind stark verlängert, und zwar bei Megachiroptera auch durch Verlängerung der 2. Phalanx, während die dritte nur am 2. Finger vorkommt, kurz ist und eine Kralle trägt. Bei Microchiroptera kommt die Verlängerung hauptsächlich durch die Metacarpalia zustande. Dabei fehlt dem 2. Finger die Nagelphalanx, mit Ausnahme von Rhinopoma. Im übrigen dienen die Finger bei allen Chiroptera nicht mehr zur Stütze des Körpers. Damit schwand die Nagelbekleidung und verlor die Nagelphalanx ihre ursprüngliche Bedeutung. Dies offenbart sich darin, daß die Enden des 3., 4. und 5. Fingers knorpelig bleiben. Mit Lebouco muß

man jetzt fragen, ob man den Namen Endphalange auf das letzte gegliederte Segment anwenden soll, oder ob man darin eine knöcherne und eine knorpelige Phalange unterscheiden darf, in welchem Falle man 3 Phalangen erhält. Schließt man sich letzterer Ansicht an, so wird man in den Fällen, in welchen 3 verknöcherte Phalangen vorhanden sind, von denen aber die letzte mit einer Knorpelspitze endet, diese also als 4. Phalanx bezeichnen müssen. H. Allen nennt solche Fälle von Macrotus und Artibeus. Es würde sich also um Hyperphalangie handeln. Leboucq wies denn auch nach, daß beim reifen Fötus von Myotis (Vespertilio) die Phalangenformel für den 2. bis 5. Finger lautete: 1. 3. 4. 3, für das erwachsene Tier aber: 1. 3. 2. 2. Bei der Ossifikation verschmilzt das überzählige Segment mit dem vorhergehenden, und das distale Ende der 2. Phalanx dehnt sich über die Grenze der proximalen Epiphyse der 3. Phalanx aus. Da die knöchernen und knorpeligen Teile der Endphalanx beim Erwachsenen nicht der 2. und 3. Phalanx des Fötus entsprechen, so ist es derzeit wohl ratsamer, beim Erwachsenen nur die gegliederten Elemente als Phalangen zu zählen, gleichgültig ob sie ganz oder nur teilweise verknöchert oder verkalkt sind.

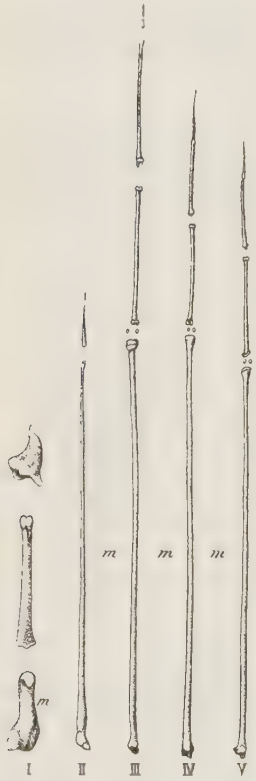


Fig. 83. Myotis myotis (Bechst.) (Vespertilio murinus Schreb.). I.—V. Finger; I Daumen $^3/_1$. Übrige Fig. nat. Gr.; *m* Metacarpus. Nach Maisonneuve.

In der unmittelbaren Nähe des distalen Endes des 5. Fingers findet sich bei allen Vespertilionidae ein knorpeliges Accessorium, das bereits Bd. I, S. 134 kurz erwähnt wurde. Es liegt am ulnaren Rande des Fingers, seine verbreiterte Basis am Saum der Flughaut; es endet in einer stark verdünnten Spitze, die meist vom Finger abgebogen ist und nach Törne stets in Verbindung steht mit den bindegewebigen Faserzügen der Flughaut, die zur Ferse ziehen und diesem Randteil der Flughaut eine gewisse Selbständigkeit geben. Die zahlreichen übrigen Faserzüge, die eine gewisse Gleichartigkeit bei den Arten aufweisen, erstrecken sich zwischen den Fingern sowie zwischen Armen und Beinen. Nur zum Teil enthalten sie Gefäße und Nerven; ihre Bedeutung ist offenbar eine mechanische.

Alle diese Umformungen der Vorderextremitäten zu Flugorganen hoben ihren Gebrauch als Gehorgane nahezu auf, so daß die Tiere sich auf dem Boden nur mühsam fortbewegen können, indem sie, dem Boden aufliegend, den Körper mit dem Daumen und dem Handgelenk stützen und vorwärts ziehen, während die kurzen Hinterextremitäten, ungefähr die Stellung wie bei Landsäugetieren einnehmend, ihn nach vorn schieben.

Vom Becken wurde bereits früher (I, Fig. 104, S. 139) dargelegt, daß es eine dorsale Rotation erfuhr, wobei gleichzeitig das Acetabulum dorsalwärts derart verlagert wurde, daß das Bein um seine Längsachse gedreht

ist und das Knie nach außen und dorsalwärts schaut. Offenbar ist dies eine Verlagerung in Zusammenhang mit der Anheftung der Flughaut und demgemäß durch die Flugbewegung hervorgerufen. Unter dieser Verlagerung der Beckenhälften litt deren ventrale Verbindung. Sie kommt höchstens durch die Pubes zustande, und zwar durch deren Epiphysenknorpel. Namentlich beim Weibchen kann aber selbst dieser durch ligamentöse Verbindung vertreten sein. Nur ausnahmsweise (Rhinolophidae) tritt eine Symphysis pubis in gewohnter Weise auf. Allgemein nähert sich bei Chiroptera die Tuberositas ischii dem Sacrum oder Coccyx und geht bei manchen eine knöcherne (ischio-sakrale oder ischio-coccygeale) Verbindung ein. Der Processus ileo-pectineus kann enorme Länge erreichen und mit dem Oberrande des Ilium verschmelzen (Rhinolophus), wohl durch Verknöcherung des zwischen ihnen ausgespannten Ligamentes, wodurch ein unter Säugern einzig dastehendes Loch, Foramen praeacetabulare, erzeugt wird. Am Femur fehlt ein Trochanter tertius. Abgesehen von den Molossidae ist die Fibula rückgebildet, und zwar in ihrem proximalen Teil, das distale Ende fehlt nie. Vom Fuß, der fünf bekrallte Zehen hat und dessen Talus und Calcaneus verlängert ist, entspringt ein knöcherner Sporn (Calcar), und zwar vom Calcaneus. Er stützt den freien Rand des Uropatagium. Durch Verschmelzung der 1. und 2. Phalanx können die 2.—5. Zehe nur 2 Phalangen enthalten. Dies ist bei Myzopoda und Thyroptera der Fall, wo auch die Fußsohle eine Saugscheibe hat, die aber der des Daumens an Größe nachsteht (Fig. 81).

Die Flugbewegung geschieht in der Hauptsache nur im Schultergelenk, während im übrigen die Extremität steif gehalten wird. Dementsprechend wird am meisten von den Musculi deltoidei und pectorales gefordert, sowie von den Muskeln, welche die Scapula fixieren. Die Muskulatur der Flughaut ist eine Differenzierung der Hautmuskulatur, indem auch der vom Hinterhaupt entspringende, zum Daumen ziehende Musc. occipito-pollicalis wohl nur ein Stück des Platysma myoides ist [Leche]. Nur der Musc. dorso-patagialis ist ein vom Musc. latissimus dorsi sich ablösendes, in die Flughaut ausstrahlendes Bündel, das somit von der Skeletmuskulatur sich herleitete.

Die Flugfähigkeit sowie die Art der Flugbewegung hängt ab von den Formverhältnissen der Flughaut. Allgemein kann man sagen, daß eine lange aber schmale Flughaut zum raschen und gewandten Fluge befähigt, nicht eine mit relativ größerer Oberfläche aber von breiterer Form, mit der sich ein träger, weniger gewandter Flug verbindet. Bereits Blasius gab Verhältniszahlen zwischen der Länge des 5. Fingers zu der des dritten. Je relativ kürzer ersterer ist, um so schmäler ist die Flughaut. Diese Betrachtungsweise ist neuerdings namentlich durch Revilliod (1916) vertieft. Er kam ganz im allgemeinen zum Schluß, daß nur dort der Flug die Vollkommenheit erreicht, wo obengenannter Breitenindex sich über 70 erhebt.

Das Gehirn der kleinsten Formen scheint glatte Großhirnhemisphären zu haben. Stets bedecken sie die Corpora quadrigemina und haben bei den größeren Formen wenigstens eine kurze sagittale Furche auf der Konvexität der Hemisphäre. Auf deren medialer Fläche erscheint eine Längsfurche, die der Fissura limbica von Broca, der Fissura splenialis von Krueg entspricht [W. Turner]. Eine Fissura rhinalis ist deutlich vorhanden, eine Sylvische fehlt aber; mit Ausnahme der Pteropodidae, wo sie als untiefe Furche auftritt. Bei diesen erfreut sich auch das Balkensystem einer weit besseren Entwicklung als bei Microchiroptera [Haller 1907]. Der Bulbus

olfactorius ist, wenigstens bei Pteropodidae, entsprechend der Ausbildung des peripheren Geruchsorgans, gut entwickelt. Bei anderen Gruppen erfuhr dieses Organ aber Rückbildung, wodurch bei diesen auch das Gehirn einen mikrosmatischen Charakter tragen wird. O. Grosser hebt die Kürze des Rückenmarks bei Chiroptera hervor: er traf sein Ende bei Vespertilioniden und Rhinolophus bereits am oberen Rande des 9. Brustwirbels an.

Gegenüber den Megachiroptera zeichnen sich die Microchiroptera durch sehr kleine Augen aus.

Über das periphere Geruchsorgan wurde oben bereits einiges angemerkt; ausführlicher wurde es namentlich durch H. Allen und O. Grosser untersucht. Durch letzteren auch die Umbildungen, welche die knorpelige Nase erfährt, die teilweise regressiver Art sind. Eine Septaldrüse scheint stets vorzukommen, das Jacobsonsche Organ kann aber fehlen.

Die äußere Nase ist bei den Phyllostomatidae mit einem medianen Aufsatz, dem Nasenblatt, versehen, bei den Rhinolophidae von blattförmigen Hautanhängen umgeben (s. unter Taxonomie).

Fig. 84. Myotis myotis (Bechst.) (Vespertilio murinus Schreb.). Rechtes Ohr. *t* Tragus; *a* Antitragus. Nach Dobson.

Petrosum und Tympanicum kamen oben bereits zur Sprache, und in Verbindung mit ersterem Knochen wurde die Größe hervorgehoben, welche die Ohrkapsel bei Microchiroptera, namentlich bei Rhinolophidae, erreicht. Die Cochlea hat 2½—3 Umgänge. Das Gehör soll sehr fein sein. Dafür spräche auch die Höhe der schrillen Töne, welche diese Tiere ausstoßen; es scheint ja, daß gerade diese ein scharfes Gehör fordern. Bezüglich der Gehörknöchelchen bemerkt Doran, daß dieselben sich von allen Säugern am meisten denen der Insectivora, namentlich denen der Soricidae, nähern. Von systematischer Bedeutung ist die Ohrmuschel (Fig. 84). Bei Megachiroptera weicht sie nicht ab vom gewöhnlichen Verhalten, nur verschmelzen ihr Innen- und Außenrand zu einer Röhre, was bei Microchiroptera niemals statthat. Unter diesen z. B. bei Rhinolophidae und Vespertilionidae kann das Maß der Ohren derart zunehmen, daß sie einander in der Mitte der Stirn berühren oder dort selbst verschmelzen. Auch trennt sich von der Basis des Außenrandes in verschiedener Ausdehnung ein „Antitragus" ab. Bei den Microchiroptera erhebt sich von der Basis des Innenrandes der meist großen Muschel der „Tragus", als zuweilen sehr großer, schmaler Lappen.

Im heterodonten, diphyodonten Gebiß liegt die Zahl der Zähne zwischen den äußersten 38 und 20, also zwischen $I\ \frac{2}{3}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{3}{3}\ M\ \frac{3}{3}$ und $I\ \frac{1}{2}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{1}{2}\ M\ \frac{1}{1}$. Vergleicht man das erstere, vollständigste Gebiß mit 38 Zähnen, das noch bei wenigstens 10 auseinanderliegenden Genera der Natalinae, Thyropterinae und Vespertilionidae vorkommt, mit der für Monodelphia ursprünglichen Zahnformel in Winges Schreibweise: $\frac{123 \cdot 1 \cdot 1234567}{123 \cdot 1 \cdot 1234567}$, so würde es nach früher gangbarer Auffassung lauten: $\frac{23 \cdot 1 \cdot 234567}{123 \cdot 1 \cdot 234567}$. Hiergegen haben

O. Thomas und K. Andersen Bedenken erhoben, so daß folgende erklärende Schreibweise: $\frac{12-\cdot 1\cdot 1-34567}{123\cdot 1\cdot 1-34567}$ als die richtigere erscheint. Sie besagt, daß oben I^3 und in der Reihe der Prämolaren oben und unten der zweite verloren ging.

Was die Incisivi angeht, so sind von keiner Fledermaus mehr als 2 obere I bekannt. Hierbei ging wohl $I^{\frac{3}{3}}$ verloren durch die starke Ausbildung der unteren C, die für ihre Bewegung ein weites Diastem zwischen dem oberen C und dem lateralen I benötigen. Allen (1916) hat einen Fall bekannt gemacht vom Wiederauftreten des $I^{\frac{3}{3}}$, kommt aber ebenfalls zum Schluß, daß er der allgemein verloren gegangene sei. Geht die Reduktion weiter, so bleibt nur $I^{\frac{2}{2}}$, der bei den Megadermidae auch schwinden kann, so daß die Formel der Incisivi lautet $\frac{0}{2}$.

Ungefähr ein Drittel der bekannten Microchiroptera haben noch drei untere I. Meist sind sie ungleich groß, in welchem Falle $I_{\frac{3}{3}}$ der kleinste

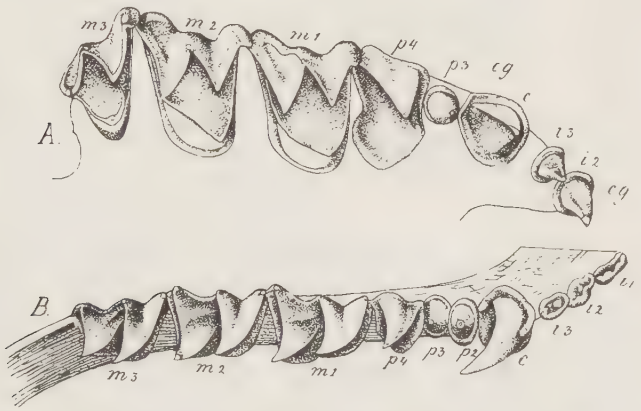


Fig. 85. Gebiß von Corynorhinus (Plecotus) townsendii Coop. A Im Ober-, B im Unterkiefer, *cg* Cingulum. × 12. Nach H. Allen. Nach unserer Deutung entsprechen die beiden oberen I dem 1. und 2. und ist der vorderste P nicht P_2, sondern P_1.

ist. Aus dieser Neigung zur Reduktion darf man schließen, daß bei dem häufig auftretenden Rückgang auf 2 I jederseits $I_{\frac{3}{3}}$ verloren ging, was bei allen Megachiroptera die Regel ist. Dieser Rückgang kann endlich zum Verlust eines weiteren I führen, so daß nur ein unterer I vorhanden ist, der dann entweder der 1. oder 2. ist. Unter den Megachiroptera ist einzig bei Nyctymene Bechst. und unter den Phyllostomatidae sind bei einzelnen Glossophaginae sämtliche untere I geschwunden.

Stets ist eine Reduktion in den Prämolaren eingetreten. Ihre maximale Zahl $\frac{3}{3}$ entstand am wahrscheinlichsten durch Ausfall des 2. P. In zahlreichen Genera kann ihre Zahl weiteren Rückgang erfahren, und zwar oben bis auf einen, unten bis auf zwei. Auch Ausfall von Molaren kann stattfinden, was dann aber stets hintenher geschieht und schließlich zum bereits genannten Gebiß von nur 20 Zähnen von Desmodus und Diaemus führt. Seine Formel lautet vermutlich $\frac{-2-\cdot 1.--45}{12-\cdot 1.--345}$, wobei wir der Annahme Millers folgen, daß bei Chiroptera der C, der letzte P und 1. M niemals

fehle. Leche ist aber, gegenüber Winge, der Ansicht, daß bei Desmodus nur der untere M vorhanden sei.

Die Form der Zähne harmoniert mit der Art der Nahrung. Die ursprüngliche Form, die sich an die der Insectivora und kreodonten Marsupialia anschließt, treffen wir bei den insectivoren Chiroptera. Hier sind die breiten Backenzähne oben sechs- bis siebenspitzig, und zwar mit drei äußeren und zwei inneren scharfen Höckern und einem Talon mit einer oder zwei Spitzen. Unten treten drei innere und zwei äußere Spitzen auf. Diese Spitzen haben Neigung, sich in der Quere zu Querjochen zu verbinden, wodurch die bekannten V-Figuren trigonodonter Zähne entstehen (Fig. 85), welche sich zu einer W-Figur vereinigen, deren Basis oben lingual-, unten labialwärts gekehrt ist. Die 3 Höcker an den Spitzen des W entsprechen von vorn nach hinten den Höckern 1, 2, 3 in Winges Schreibweise oder dem Para-, Meso- und Metastyl von Osborn; die beiden Höcker 4 und 5 an der Basis des W. dem Para- und Metaconus. Höcker 6 und 7 finden sich am Talon der Molaren des Oberkiefers und entsprechen dem Proto- und Hypoconus.

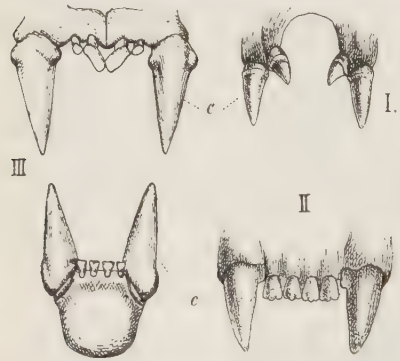


Fig. 86. Verschiedenes Verhalten der Incisivi. I Scotophilus temminckii und II Nycteris hispida im Oberkiefer. III Vampyrops vittatus im Ober- und Unterkiefer. Nach Dobson.

Dieses Schema erfuhr mannigfache Vereinfachungen. Die eine äußerste derselben wurde bei Desmodus und Diphylla erreicht. Ihr Gebiß zeichnet sich aus durch die scharfe, dreieckige Form des einzigen, oberen Incisivus jederseits, mit scharfer, schneidender Kante. Auch die Canini haben bei ihnen eine vordere schneidende Kante. Letztere findet sich auch auf der Krone der schmalen Backenzähne. Das Gebiß verrät deutlich, daß es sich angepaßt hat an die Gewohnheit des Tieres, Blut zu saugen.

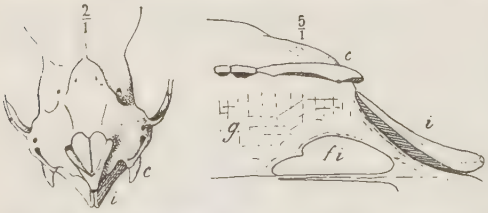


Fig. 87. Desmodus rufus. Links, vorderes Schädelende von oben, $\frac{2}{1}$; rechts, die rechte Gaumenfläche *g*; *fi* Foramen incisivum; *i* und *c* der lange, schneidende Incisivus und Caninus. $\frac{1}{1}$ nat. Gr. Nach H. Allen.

Auf der anderen Seite ist, entsprechend der frugivoren Diät, bei den Megachiroptera Vereinfachung eingetreten insofern als scharfe Höcker schwanden und deren Verschmelzung zu Längskämmen eintritt, die ein Tal zwischen sich fassen, so jedoch, daß der äußere Kamm der höchste ist. Nur Pteralopex hat noch kurze, breite Backenzähne mit Höckern sich erhalten, während umgekehrt, z. B. bei den Macroglossinae, einzelnen Arten von Pteropus usw. die Backenzähne äußerst schmal und klein werden, was wohl in Verbindung steht mit dem weichen Futter, das nur geringes Kauen verlangt. Allgemein aber erhält sich die in der Längsrichtung entwickelte Form der Backenzähne und als weiterer Unterschied gegenüber

den Microchiroptera, daß die Zähne meist nicht gedrängt stehen: im Gegenteil, in nicht geschlossener Reihe. Dies darf in Verbindung gebracht werden mit dem langen Gesichtsschädel [Leche].

Vom Milchgebiß wies Leche nach, daß es mehr oder weniger homodont ist, indem seine Komponenten rückgebildet werden zu lingualwärts gekrümmten Stiften mit einer oder mehreren scharfen Spitzen, mit denen der Säugling, auch im Fluge der Mutter, an deren Zitze sich festhält. Auch trat intrauterin Rückbildung der Zahl nach — durch Resorption — ein, so daß die gewöhnliche Zahl der Canini und Praemolares $\frac{1\ 2}{1.\ 2}$ ist. Die Zahl der Milchincisivi ist dagegen eine wechselnde, im Zusammenhang mit der wechselnden Zahl der bleibenden Schneidezähne. Leche sieht hierin ein interessantes Beispiel dafür, daß ein Organ durch Funktionswechsel und durch eine durch diesen bedingte Anpassung sich vom völligen Untergang rettete.

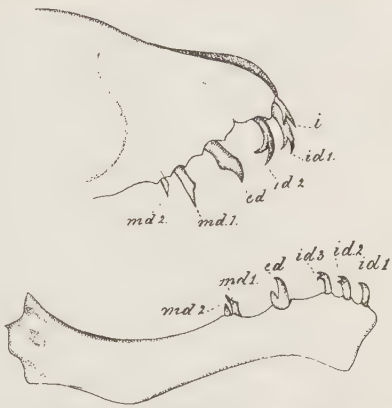


Fig. 88. Pipistrellus abramus Temm. (Vesperugo nathusii Keys. u. Blas.), Milchgebiß. Nach P. Tauber.

Die weite Mundöffnung wird von sehr verschieden gestalteten Lippen umgeben. Das gilt namentlich für die Unterlippe, die z. B. weit vorstreckbar sein kann mit einer bestimmten Kinnplatte oder, wie bei Macrotus, median geteilt, mit zwei benachbarten Kinnplatten. Sehr häufig ist das Kinn oder der Lippenrand mit Warzen ausgestattet.

Die bekannten Speicheldrüsen der Säuger kommen auch hier vor; die Parotiden, namentlich bei den Megachiroptera, in guter Ausbildung (I, S. 274). Lippendrüsen sind häufig gut entwickelt.

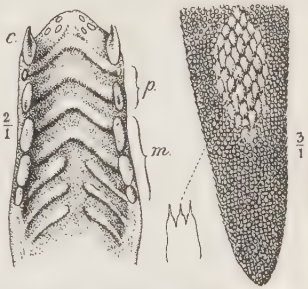


Fig. 89. Eonycteris rosenbergi (Jent.). Gaumenleisten; rechts Oberfläche der Zunge mit den Papillen, von denen eine vergrößert. Nach Jentink.

Die Zunge der Megachiroptera ist lang, weit vorstreckbar und mehr oder weniger zugespitzt. Von Geschmackspapillen besitzt sie, neben Pap. fungiformes, am Zungengrunde 3 Pap. vallatae. Ihr Rücken ist zum Teil pflasterartig bedeckt mit konischen Papillen, an ihrer Spitze vielfach gewimpert oder gezähnt, von rigidem Charakter und mit Neigung zum Verhornen. Letzteres ist ausgesprochener bei den großen, flachen, dreispitzigen Papillen, die in der Mitte des vorderen Teiles der Zunge einen kräftigen Reibeapparat bilden (Fig. 89), geeignet, um die Schale saftiger Früchte zu öffnen. Bei Macroglossi ist die Zunge besonders vorstreckbar und alle obengenannten Eigenschaften ausgesprochener.

Unter Microchiroptera ähnelt diesem Bau nur die Zunge der Glossophagae, die sich gleichfalls, wenigstens teilweise, von Früchten zu nähren scheinen, doch haben alle nur 2 umwallte Papillen.

Auf den engen Ösophagus folgt bei frugivoren Formen der Magen mit einer kleinen kardialen Abteilung, die in eine langgestreckte pyloriale Abteilung übergeht, die in sich selbst zurückgebogen ist und außerdem einen geräumigen Blindsack nach links entsendet. Nur Nyctymene (Harpyia) weicht hiervon ab und schließt sich dem einfachen kugeligen Magen der insectivoren Microchiroptera an, bei denen eigentlich die kardiale Abteilung fehlt [H. A. Robin]. Einzig unter Säugetieren steht der Magen von Desmodus da. Cardia und Pylorus liegen nebeneinander, der pyloriale Blindsack aber ist darmartig nach links verlängert und erreicht, mit Blutkoagula gefüllt — bekanntlich saugt das Tier Blut —, Zweidrittel der Darmlänge [Huxley]. Belegzellendrüsen sind überall gut entwickelt; die Pylorusdrüsenregion scheint räumlich ziemlich beschränkt zu sein [Oppel].

Der Darmkanal ist namentlich bei Microchiroptera sehr kurz; bei Rhinopoma erreicht er kaum 1½mal die Körperlänge und ist damit der kürzeste, der bei Säugern vorkommt. Bei den frugivoren Fledermäusen ist er zwar länger, aber auch bei diesen besteht das Kolon hauptsächlich nur aus dem Rectum [Robin]. Ein sehr kleines Coecum findet sich nur bei Megaderma spasma und Rhinopoma [Owen].

Der ganze Darmkanal hängt an einem primitiven dorsalen Mesenterium; er ist nur in seinem, dem ventralen oder aufsteigenden Schenkel der Duodenalschlinge entsprechenden Teile gewunden. Nach Mitchell zeigt er keine nähere Übereinstimmung mit dem der Insectivora. Die bekannte Gefräßigkeit der insectivoren Fledermäuse gilt auch für die frugivoren.

Bekanntlich erhaschen die insectivoren Fledermäuse ihre Beute im Flug. Kleine Insecten werden sofort verzehrt. Handelt es sich aber um größere, so werden diese in einer Vertiefung des Uropatagium geborgen bis ein Ruhepunkt gefunden ist, der Gelegenheit bietet, die Beute zu verzehren. Bei Arten mit gering entwickeltem Uropatagium wird der dem Rumpf benachbarte Teil des Plagiopatagium zeitweilig sackförmig vertieft zur Aufnahme der Beute (Coward 1907). In seiner Nahrung und der Art ihres Erwerbes steht ganz abseits das den Emballonuroidea angehörige Genus Noctilio L., von dem feststeht, daß es Fische verzehrt, die es vermutlich mit seinen ungewöhnlich langen Beinen und großen starken Füßen, die nach Winge an die eines Fischadlers erinnern, fängt.

Die Leber zeigt eine scharfe Trennung ihres rechten und linken Lappens, sowie eine verschiedene Ausbildung des Lobulus Spigeli und caudatus. Eine Gallenblase ist stets vorhanden.

Die Pharynxgegend bietet verschiedene Eigentümlichkeiten dar. Hier sei nur erinnert, daß das Hyoid ein kurzes hinteres Horn hat. Von dem langen vorderen verbindet sich das Ceratohyale ligamentös mit dem Zungenbeinkörper, während das terminale Stück (Epihyale) sich verbreitert am Schädel ansetzt. Die Umformung, die dieser Apparat bei den Männchen verschiedener Arten von Epomops und Hypsignathus erfährt, in Verbindung mit der Bildung von pharyngealen Luftsäcken, sowie das Vorkommen analoger Bildungen bei anderen Arten kamen früher zur Sprache (I, S. 283).

Vom Larynx hebt Elias namentlich die Mächtigkeit der Muskulatur hervor, die ihrerseits entsprechende Ansatzflächen fordert. Diese werden erzielt durch vorspringende Muskelleisten und Ausbildung von Platten an den Larynxknorpeln, die übrigens auffallend fest untereinander verbunden sind und nur geringe Bewegbarkeit zulassen. Auch der Stimm-

bandspanner ist mächtig ausgebildet und verleiht, neben der Kürze der Glottis vocalis, der Stimme der Fledermäuse ihren hohen, schrillen Ton. Er wird verstärkt durch Resonatoren am Kehlkopf, die in Bd. I auf S. 310 abgebildet wurden.

Die Chiroptera gehören unter die Säuger, von denen eine intranariale Lage des Kehlkopfes bereits länger bekannt ist. Ob derselbe sich zeitweilig mit der Epiglottis auf den Zungenrücken legen kann, hängt ab von der Art und wird wohl im Zusammenhang stehen mit dem Grade der Verkürzung der Schnauze und der Krümmung der Halswirbelsäule. Namentlich im ersteren Falle reicht der weiche Gaumen weiter nach hinten, und umgeben die Arcus palato-pharyngei mit ihrer muskulösen Einlage den Kehlkopf, wenigstens die Epiglottis nach Art eines Spincter.

Für das Verständnis der Form der Lungen ist hervorzuheben, daß der Thorax bei Pteropodidae eine trichterförmige, nach unten sich gleichmäßig erweiternde Gestalt hat. Die kleinen Microchiroptera, die im Fluge auf Insecten Jagd machen müssen, sind unvergleichlich bessere Flieger. Dementsprechend sind die Muskeln vom Thorax zum Humerus stark entwickelt und wurde damit ein Thorax erworben, der dorso-ventral stark abgeplattet ist und fast eine viereckige Form erhielt. Er erfuhr starke Verkürzung, Verlagerung des Herzens nach links, des Diaphragma nach vorn. In allen diesen Teilen, auch im Verlauf der Pleuragrenzen, bewahrten die Pteropodidae primitivere Verhältnisse [Tanja]. Unter dem Einfluß des Flugvermögens, das einen starren Thorax forderte, kamen die genannten Umformungen bei den Microchiroptera zustande. Die kostale Inspiration litt zwar darunter, dafür trat aber Vertiefung der hinteren Partie des Thorax ein, durch Krümmung der Wirbelsäule (S. 136), welche ausgedehnte Entfaltung des kaudalen Lungenlappens gestattet. Übrigens wird die Lappenbildung, die bei großen Formen links zwei, rechts vier beträgt, nach Robin mit der Abnahme der Körpergröße, fast bis zum Verschwinden undeutlicher, da die Einschneidungen entsprechend oberflächlicher werden.

Bekanntlich fallen die Fledermäuse in unserem Klima in einen Winterschlaf, dessen Tiefe und Dauer von der Temperatur der Umgebung abhängt. Abgesehen von einer geringen Eigentemperatur steigt und fällt dieselbe während des lethargischen Zustandes mit der Außentemperatur, darf aber nicht anhaltend unter 0° C fallen, will sie nicht den Tod des Tieres herbeiführen. Die Respiration ist herabgesetzt, ja nahezu aufgehoben, auch ist die Zirkulation äußerst langsam und hat nur etwa 28 Herzschläge in der Minute, wobei venöses Blut das Herz durchströmt.

Man nimmt an, daß die Deckung des geringen Stoffwechsels an erster Stelle geliefert wird durch die sogenannte Winterschlafdrüse, ein Fettkörper mit reichlich ihn durchziehenden Kapillaren, der zwischen Hinterhaupt und Schulterblättern sich ausdehnt, dem aber jede drüsige Struktur abgeht (S. 109).

Das Ovarium liegt in einem Tentorium, bekanntlich entstanden durch Faltung des Ligamentum latum uteri. Die Ansichten gehen auseinander, ob diese peritoneale Kapsel, in welche auch das Tubenende aufgenommen ist, von der Bauchhöhle ganz abgeschlossen ist oder ob nicht (Vesperugo) beide Zustände vorkommen, wie bei Insectivora (I, Fig. 263, S. 345). Robin brachte die auffallende Tatsache ans Licht, daß der Uterus alle denkbaren Formen aufweist. Einen doppelten Uterus hat Cynonyc-

teris; desgleichen Hypsignathus und Epomophorus, obwohl hier äußerliche Verschmelzung anhebt. Bei den übrigen Megachiroptera, soweit bekannt, bringt diese Verschmelzung es zu einem kurzen Uteruskörper, mit zwei langen Hörnern. Dies ist auch die Form bei Microchiroptera, mit allen Übergängen zu umfangreicherem Corpus uteri, bis bei den Phyllostomatidae ein echter Uterus simplex erreicht ist. Doch fehlt auch hier das andere Äußerste nicht, indem unter Emballonuridae Taphozous melanopogon zwei vollständig getrennte Uteri hat. Vielleicht ist die Annahme gestattet, daß die Vorfahren der Chiroptera primitive, kletternde Insectivora waren, die zahlreiche Junge warfen. Mit Ausbildung des Fallschirms, endlich der Flughaut, wurde Verminderung der Zahl der Jungen nötig, die sich schließlich auf eins beschränkt. Damit ging Verschmelzung der ursprünglich paarigen Uteruskanäle zu einem Uterus bicornis Hand in Hand, sowie die Neigung, ihn zum Uterus simplex zu vereinfachen.

Die Urethra tritt meist in das untere Ende der Vagina ein, so daß der Urogenitalkanal kurz ist, ehe er durch die meist quere Schamspalte ausmündet. Ausnahmsweise (Noctilio, Cheiromeles) durchbohrt die Urethra die Clitoris. Kleine Bartholinische Drüsen sind vorhanden.

Sehr auffallend sind die Geschehnisse, die in Verbindung stehen mit der Kopulation, Ovulation und Befruchtung. Die genauen Untersuchungen von Rollinat und Trouessart beweisen, daß in unserem Klima die Jungen Ende Mai, Anfang Juni geboren und bis zum August aufgezogen werden. Bis dahin halten die Weibchen, von den Männchen getrennt, in großen Kolonien zusammen; jetzt trennen sie sich. Ende September bis in den November hinein, je nach Art und Temperatur, findet Kopulation der alten Männchen und Weibchen statt. Hierdurch wird der Uterus angefüllt mit Sperma, das zu einer Masse koaguliert, in welcher die Spermien während des Winterschlafes sich lebend erhalten bis zum Frühling. Treten Ende März, April die ersten Flüge der wiedererwachten Tiere ein, so findet Ovulation statt: das Ei tritt in die Tuba, trifft hier die Spermien an und wird befruchtet. Bei den Rhinolophidae tritt daneben noch ein Vaginalpfropf (I, S. 367) auf, der aber hauptsächlich von der Wand der Vagina scheint geliefert zu werden, obwohl auch das Sekret der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen an dessen Aufbau sich beteiligt. Die Jungen, die im Juni geboren werden, pflanzen sich also erst im Herbst des darauffolgenden Jahres fort.

Hierdurch erklären sich auch irrtümliche Beobachtungen bezüglich des männlichen Geschlechtsapparates. Dessen Geschlechtsdrüsen können zur Zeit der Brunst zunehmen (Vespertilionen). Bei anderen geschieht dies aber nur scheinbar, da man noch nicht fortpflanzungsfähige Tiere, die in ihrem Äußeren die Jugendcharaktere kaum verraten, mit brünstigen verglich. Bei letzteren liegen die Testikel außerhalb der Bauchhöhle in einem Cremastersack, der Fasern vom inneren schiefen und vom queren Bauchmuskel bezieht, während der äußere schiefe Bauchmuskel nur die Fascia Cooperi liefert. Bei Pteropus beteiligt sich an der Umhüllung des Hodens der vom Pubis entspringende M. pubo-cutaneus, der bei Microchiroptera, den Cremastersack einfach überdeckend, in die Haut ausstrahlt. Bei allen können die Testikel durch den weiten Inguinalkanal leicht in die Bauchhöhle zurückgezogen werden, wobei der Cremastersack eingestülpt wird. Im entgegengesetzten Falle liegt er jederseits neben dem Penis und ruft hier ein zeitliches Scrotum hervor, das nur ausnahmsweise ein be-

ständiges zu sein scheint und bei fortpflanzungsfähigen Microchiroptera als bedeutende Prominenz erscheint.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen kommen konstant die Glandulae vesiculares, Prostatadrüsen und Cowperschen Drüsen vor, welche letztere bei Plecotus auritus in doppelter Zahl auftreten sollen [Robin]. Daneben sind auch Glandulae urethrales wahrgenommen (Rhinolophidae).

Der Penis ist ein Penis pendulus. Sein Endteil enthält in verschiedenem Grade der Ausbildung einen Penisknochen. Im ursprünglichen Zustand hat dieser Endteil durchaus den Charakter einer Glans, die im nicht erigierten Zustand in einer Präputialtasche liegt. Bei anderen findet sich das entgegengesetzte Extrem, indem der Penis bis zur Spitze behaart ist, ohne daß es zur Ausbildung eines Praeputium kommt, z. B. bei Myotis myotis Bechst. (Vespertilio murinus [Schreb.]), obwohl die große Glans einen eigenen Schwellkörper enthält [Ercolani 1868]. Wieder bei anderen ist die Glans fadenförmig.

Die Placenta war wiederholt Gegenstand genauer Untersuchung. Sie ist deciduat, scheibenförmig mit ausgedehntem, sphärischem Allanthochorion und rudimentärem Dottersack.

Bis jetzt ist es nur von Lasiurus und vielleicht Dasypterus bekannt, daß die Zahl der Jungen 3—4 betragen kann [Lyon].

Meist wird nur ein Junges, dessen Augen geschlossen sind und mehrere Tage so bleiben, übrigens aber in sehr vollkommenem Zustand geboren. Es ist denn auch sofort imstande, vermittelst der scharfen Krallen seiner Füße und des Daumens am Pelze der Mutter sich festzuhalten und bis zur Zitze sich emporzuarbeiten. Auch ist bereits das ganze Milchgebiß durchgebrochen. Von dessen gleichartigen, zarten, stiftförmigen, nach hinten hakig gebogenen, zwei- bis dreispitzigen Zähnchen wurde bereits oben berichtet, daß sie das Junge befähigen, sich an der Zitze festzuhalten, um so mehr, als diese eine lange, platte Gestalt annimmt. Hierdurch bleibt das Tierchen am Pelz und an der Zitze der Mutter hängen, wenn diese jagend umherfliegt. Übrigens hat zuweilen die Haut, nach innen von den postaxillaren Zitzen, Neigung zu Faltenbildung, woraus der deutliche Sack bei Cheiromeles hervorgeht, der sich seitlich nach Oberarm und Unterschenkel zu öffnet, in seinem oberen Teil die Zitze enthält und als Bruttasche für das Junge fungieren kann. Hierbei ist zu beachten, daß Cheiromeles fast nackt ist; allerdings kommt die Tasche beiden Geschlechtern zu.

Diagnose. Chiroptera sind unguiculate, fliegende, insectivore oder frugivore Dämmerungs- oder Nachttiere, deren Flughaut durch Verlängerung der Armknochen und der Finger, zwischen denen sie gleichfalls ausgespannt ist, die Rolle von Flügeln spielt. Höchstens der 1. und 2. Finger tragen Krallen, desgleichen die 5 Zehen des Fußes. Tympanicum mehr oder weniger ringförmig; kann sich mit einer aus dem Entotympanicum entstandenen Bulla ossea verbinden. Entsprechend den Anforderungen des Fluges sind die Clavicula und ihre Stützpunkte stark ausgebildet; der Radius, dem ein Foramen entepicondyloideum fehlt und die 4 ulnaren Finger stark verlängert. Von der Ulna erhielt sich nur das proximale und distale Ende. Mit dem verschmolzenen Scapho-lunatum verbindet sich das embryonal auftretende Centrale. Gebiß diphyodont, heterodont; namentlich die oberen I mit

Neigung zu Rückbildung und Wegfall in Verbindung mit gleicher Neigung der Intermaxillaria. Die gleichfalls bewurzelten Backenzähne sind trigonodont oder von trituberkularem und sekodontem Typus herzuleiten. Magen einfach oder mit Blindsackbildung. Coecum klein, meist fehlend. Gehirn makrosmatisch, glatt oder sparsam gefurcht. Cerebellum unbedeckt. Testikel zeitweilig in subkutanem Cremastersack; Penis pendulus. Uterus duplex, bicornis oder simplex. Placenta scheibenförmig, deciduat mit großem Allantochorion und rudimentärem Dottersack. Meist wird nur ein Junges geworfen. Ein pektorales, meist axillares Zitzenpaar, selten ein mehr oder weniger rudimentäres vor dem Pubis.

Geographische Verbreitung.

Die Chiroptera verteilen sich nach ihrer Nahrung in frugivore und insectivore, obwohl Übergänge nicht fehlen. Die frugivoren sind an die Tropen und Subtropen gebunden. Die insectivoren werden in ihrer Verbreitung durch das Vorkommen von Insecten begrenzt. Sie fehlen dementsprechend in Island, den Galapagos-Inseln [Darwin] und einzelnen anderen kleinen Inseln; auf diesen — soweit sie intertropisch sind — können auch die Pteropodidae fehlen. Am zahlreichsten sind die insectivoren in den Tropen, von wo sie gegen Süden und Norden abnehmen in dem Maße, als die Menge der Insecten und die Dauer ihrer Flugzeit abnimmt. Hierbei verschiebt die Fähigkeit der Fledermäuse, in torpidem Zustand zu überwintern, ihre Grenze gegen die kalten Gebiete. In unserem Gebiete ist der Winterschlaf kürzer für die Rhinolophidae als für die Vespertilionidae, obwohl ein Vertreter der letzteren: Eptesicus nilsoni (Keys. und Blas.) (Vesperugo borealis Nilss.) über den Polarkreis hinausreicht. Mit einem gewissen Recht läßt sich sagen, daß die Microchiroptera bis zur Nord- und Südgrenze, sowie der Höhengrenze des Baumwuchses reichen.

Die Megachiroptera gehören ausschließlich dem tropischen und subtropischen Gebiete der Alten Welt an. Ihre Verbreitung erreicht hier ihre Nordgrenze längs einer Linie, die sich über Cypern, Karachi, dem Himalaja, Formosa bis zu den Bonin-Inseln erstreckt, somit dem 30° nördl. Br. benachbart ist. Sie fehlen aber in Klein-Asien und Persien. Im Osten reichen sie bis zu den Samoa-Inseln; im Westen fehlen sie in Nord-Afrika westwärts von Ägypten; ihre Nordgrenze ist dort der Senegal. Einzelne Genera haben eine weite Verbreitung; so dehnt sich Rousettus Gray (Cynonycteris Dobson) von West-Afrika bis zu den Solomon-Inseln aus, fehlt aber in Australien; ähnlich reicht Pteropus mit nahezu 90 Arten von der Insel Pemba, südwärts von Sansibar über das madagassische Gebiet, Indien und Australien bis zu den Samoa-Inseln. Ausführlich hat aber K. Andersen dargelegt, daß die Mehrzahl der Genera eine beschränkte Verbreitung haben. Während Pteropus also im kontinentalen Afrika fehlt, finden sich nur hier die Vertreter der Epomophoridae. Die wenig zahlreichen Arten Australiens fanden ihren Weg dorthin wohl hauptsächlich über Neu-Guinea. Auch kleine polynesische Inseln, auf denen im übrigen Säugetiere fehlen, können noch durch Megachiroptera bewohnt sein.

Von den Microchiroptera fehlt die Familie der Rhinolophidae durchaus in Amerika; hier wohnen die Phyllostomatidae, Desmodontidae, welche

der Alten Welt ganz abgehen. Die Vespertilionidae haben zwar eine universelle Verbreitung, so jedoch, daß sie in der Alten Welt überwiegen. Die Emballonuridae sind gleichfalls über die Erde verbreitet, treten aber hauptsächlich tropisch und subtropisch auf, und zwar vorwiegend im neotropischen Gebiet, während sie in Australien und Neu-Seeland fehlen. Da aber beide Familien verschiedene Genera haben, die entweder auf die Alte oder auf die Neue Welt beschränkt sind, unterscheidet sich die Chiroptera-Fauna beider sehr deutlich.

Taxonomie.

Die nahe an die 1000 bekannten Arten von Fledermäusen bilden zwar eine sehr kompakte, gut umschriebene Ordnung der Säugetiere, ihre weitere systematische Anordnung stößt aber auf erhebliche Schwierigkeiten, da primitive Merkmale und sekundäre Abänderungen, namentlich infolge der Flugfähigkeit, sehr ungleich verteilt sind. Als primitive Merkmale können solche betrachtet werden, die sich dem Körperbau der Insectivora enger anschließen. Es liegt doch auf der Hand, anzunehmen, daß die Chiroptera von primitiven Insectivora abstammen, die — um nur das Wichtigste zu nennen — einen gestreckten Schädel hatten, etwa mit der Zahnformel $\frac{1\,2\,3\cdot 1\cdot 2\,3\,4\,5\,6\,7}{1\,2\,3\cdot 1\cdot 2\,3\,4\,5\,6\,7}$. Die Krone dieser Zähne hatte ein W-Muster. Die endständigen Nasenlöcher führten in Nasenhöhlen mit eingerollten Ethmoturbinalia. Die Ohren waren groß, die Augen mäßig. An die Handwurzel mit Scapho-lunatum und Centrale schlossen sich lange, bekrallte Finger an und ein opponierbarer Daumen. Der Uterus war ein doppelter; mehr als ein Junges wurde geworfen; dementsprechend betrug die Zahl der brust- und bauchständigen Zitzen wenigstens 2 Paar. Es waren Klettertiere, die eine Flughaut als Fallschirm zum weiten Sprunge erlangten. Bei deren weiterer Ausbildung erfuhr die Vorderextremität weitere Umbildung. Mit dem Erwerb des Fluges erlangte die Wirbelsäule ihre eigentümliche Krümmung, der Kopf seine Haltung; erfuhr der Gaumen, der Brustkasten, die Lunge, die Herzlage, der Verlauf der Pleura die oben beschriebenen Änderungen. Solche erlitt auch alles, was indirekt unter den Einfluß der Mechanik des Fluges geriet: Lage der hinteren Extremität; Dauer der Trächtigkeit; Beschränkung der Zahl der Jungen und damit der Zitzenzahl; Umformung des Uterus in einen einfacheren. Nebenher trat bei einzelnen Gruppen auffallende Umänderung der äußeren Nase ein, welche Hautanhänge erhielt und stirnwärts verlagert wurde. Dunkel ist, inwieweit dies mit dem Fluggeschäft in Zusammenhang steht; desgleichen die Umformung der Nasenhöhle und die Reduktion ihrer Muscheln. Deutlich beeinflußte diese Umformung die Intermaxillaria, die rückgebildet wurden. Dabei findet Reduktion der oberen Incisivi nach Zahl und Maß statt.

Auf den Untersuchungen von Peters, Dobson und namentlich in letzter Zeit von H. Winge, H. Allen, G. S. Miller und K. Andersen fußend, lassen sich die Chiroptera mit Beachtung wichtiger oder auffallender Charaktere gruppieren, wie nachstehende dichotomische Tabelle zeigt

(s. tabellarische Übersicht).

In Ergänzung dieser tabellarischen Übersicht folgt hier kurze Besprechung der Familien und einzelner ihrer Repräsentanten. Im übrigen muß auf die obengenannten rezenteren Arbeiten verwiesen werden.

1. Unterordnung **Megachiroptera.** Mit Winge nehmen wir an, daß diese frugivoren Fledermäuse in mancher Hinsicht die primitivsten Chiro-

ptera sind. Dies zeigt ihr gestreckter Schädel. Er ist in seinem Gesichtsteil noch ursprünglich, wie die langen Nasalia, die normalen Intermaxillaria, Ethmoidea, Maxillaria ausweisen, desgleichen der Nasenraum. Das Auge ist noch groß. Das Petrosum nicht durch auffallende Zunahme der Cochlea derart ausgedehnt, daß das Basioccipitale verschmälert und damit die Schädelbasis abweichend wurde. Die Ohren sind einfach, ohne Tragus, ihr Innen- und Außenrand bildet einen geschlossenen Ring. Der Daumen ist noch lang, der Index hat eine bekrallte Nagelphalanx. Die vordere Extremität, der Brustkorb, ist durch die Flugeinrichtung noch nicht in dem Maße verändert wie bei Microchiroptera. Die weiche Nahrung beeinflußte aber die Zahnform und vereinfachte sie. Hiervon zeigt sich bei Pteralopex Thom. von den Solomoninseln nur erst der erste Anfang.

Die ungefähr 230 Arten und Unterarten dieser Unterordnung, die gleichzeitig die einzige Familie der Pteropodidae ausmacht, zerlegen wir in drei Unterfamilien, die ausgezeichnete Bearbeitung in K. Andersens Catalogue of Chiroptera I erfuhren.

1. Unterfamilie **Pteropodinae**, mit normalen I, nicht multicuspidaten Molaren und einer nicht auffällig vorstreckbaren Zunge, deren hintere Hälfte am Boden der Mundhöhle fixiert ist. Sie ist durch K. Andersen, entsprechend den Genera Rousettus Gray (Cynonycteris Dobs.), Epomophorus Bennett und Cynopterus F. Cuv. in drei Gruppen verteilt. Der bekannteste Vertreter der 1. Gruppe ist Pteropus Briss. Dieses Genus enthält die größten Fledermäuse. Das Maximum erreicht *Pt. vampyrus* L. mit 30 cm Körperlänge und ungefähr 1,5 m Spannweite der Flügel. Früher als *Pt. edulis* Geoffr. bekannt, ist sie seitdem in 6 Unterarten aufgelöst. Im indo-australischen Archipel von Timor und Ternate bis zu den Andamanen und Nicobaren. Im Gebiß von Pteropus: $I\frac{2}{2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{2}{3}$ steht die Stumpfheit der Backenzähne einigermaßen in Zusammenhang mit der Weichheit der aus Früchten bestehenden Nahrung. Um diese zu erlangen, fliegen die Tiere, die tagsüber gemeinschaftlich in Bäumen hängen, bei Dämmerung selbst über schmale Meeresarme. Trotzdem sind von den über 80 Arten einige auf einzelne Inseln beschränkt. Auf dem Festlande von Afrika fehlen sie ganz, obwohl *Pt. voeltzkowi*, die dem madagassischen *Pt. comorensis* sehr nahe steht, auf der Insel Pemba, südlich von Sansibar vorkommt. Allen Arten ist gemeinsam, daß der Schwanz fehlt und daß die Haare des Nackens sich vom übrigen Pelz durch andere Farbe, Länge usw. unterscheiden. Die gleiche Zahnformel, die gute Ausbildung der Intermaxillaria, die einander berühren, hat Pteropus gemein mit Rousettus Gray (Cynonycteris Dobs.), deren 14 Arten sich über Afrika, Madagaskar und östlich bis Neu-Irland verbreiten. Der ägyptische *R. aegypticus* E. Geoffr. reicht bis Cypern, wo er Orangen und Datteln schädigt und während des Winters gesellschaftlich in Gebäuden und Höhlen sich aufhält. Sie haben den Occipitalteil des Schädels kurz, einen Schwanz und ein gleichartiges Haarkleid. Dobsonia Palmer, von Celebes, Flores bis zu den Solomoninseln, aber in Australien fehlend, die Höhlen zum Aufenthalt vorzieht, ist einer der wenigen Megachiroptera (s. unten) mit fehlender Kralle am Index. Pteralopex Thos. von den Solomoninseln weicht von Pteropus ab durch die auffallend starke Ausbildung der Incisivi und bicuspiden Canini sowie durch die quadratischen Backenzähne mit zweispitzigem Höcker und vorspringendem Vorder- und Hinterrand.

Die äthiopische Gruppe von Epomophorus Bennet, Hypsignathus H. Allen, Epomops Gray usw. hat den Hirnschädel hinten abgeflacht, an der Basis der Ohren einen weißen Haarpinsel und weit dehnbare gefaltete Lippen, geeignet zur Ausnutzung von weichen Früchten und deren Saft. Dementsprechend ist das Gebiß, meist $\frac{2\ 1\ 2\ 1}{2\ 1\ 3\ 2}$, schwach. Die dritte Gruppe, charakterisiert durch Cynopterus F. Cuv. $\frac{2\ 1\ 3\ 1}{2\ 1\ 3\ 2}$ und Verwandten mit dem Hirnschädel hinten nicht abgeflacht, kurzer Schnauze und ohne weißen basalen Haarpinsel, gehört zu den verbreitetsten Arten im orientalischen Gebiet. Als aberrantes Glied ist Nyctymene Borkhausen (Cephalotes E. Geoffr., Harpyia Illig.) zu verzeichnen. Intermaxillaria median breit und ohne Grenze verschmolzen, wie bei Harpionycteri; das Gebiß $\frac{1\ 1\ 3\ 1}{0\ 1\ 3\ 2}$ hat mit diesen 24 Zähnen die geringste Zahl unter Megachiroptera. Nasenlöcher 2 zylindrische Röhren; Verbreitung ungefähr wie Dobsonia.

2. Unterfamilie **Macroglossinae.** Gebiß $\frac{2\ 1\ 3\ 2}{2\ 1\ 3\ 3}$ bis $\frac{2\ 1\ 2\ 2}{1\ 1\ 2\ 3}$ gleicht in der Form und Stellung der Zähne denen der Pteropodidae, nur sind sie, meist mit Ausnahme der C, reduziert. Zunge weit vorstreckbar, nur mit ihrem hinteren Drittel dem Mundhöhlenboden angeheftet. Symphysis mandibulae verlängert, keinen Winkel mit dem Alveolarrand bildend. Megaloglossus *woermanni* Pagenst. von West-Afrika ist der einzige macroglosse Pteropode, der weiter westlich geht als der Himalaja. Die übrigen Vertreter wie *Macroglossus* F. Cuv. reichen bis Neu-Kaledonien, den Fidschiinseln und Queensland. Über ihre Ernährung s. S. 143; daß sich dieselbe auch mit Blumenstaub begnügen kann, wurde von *Eonycteris* Dobs. nachgewiesen. Bei diesem Genus ebenso wie bei Nesonycteris Thos. und Notopteris Gray fehlt der Nagel an der Nagelphalange des 2. Fingers, aber die Nagelphalange selbst wird nur bei Notopteris rudimentär.

3. Die Unterfamilie der **Harpyionycterinae** mit dem einzigen auf die Philippinen beschränkten Genus Harpyionycteris Thos. ist ausgezeichnet durch die median ankylosierten Intermaxillaria mit 1 Paar I, die ebenso wie die C, stark geneigt und unten rudimentär sind. Backenzähne mehrspitzig.

2. Unterordnung **Microchiroptera.** Die in der Tabelle definierten Microchiroptera stehen sichtlich unter dem Einfluß ihrer Nahrung. Wir dürfen doch annehmen, daß sie von arboricolen oder rupicolen primitiven Insectivora abstammen mit insectivorer Diät. Beibehaltung derselben, die in den allermeisten Fällen stattfindet, erhielt auch den insectivoren Charakter des Gebisses. Die Beute wird meist im Fluge erhascht, und zwar vorwiegend durch das weit geöffnete Maul. Die Greiffunktion des Gebisses ist dabei hauptsächlich den großen Canini zugeteilt, während die Incisivi und damit auch die Intermaxillaria eine bei unseren verschiedenen genealogischen Gruppen unabhängig wiederkehrende Neigung zur Rückbildung zeigen. Kein Chiropteron hat denn auch 3 obere Incisivi, wohl aber können sie bei Megadermatidae total schwinden. Diese abendliche oder nächtliche Insectenjagd, die gewandten Flug und damit hohe Leistung der Flugwerkzeuge fordert, formte denn auch, weit mehr als bei den Megachiroptera, die nur zur Nahrungsstelle zu fliegen brauchen, diese Werkzeuge um, differenzierte sie in verschiedenem Grade und zog dabei den Schultergürtel, den Brustkorb, die in ihm eingeschlossenen Organe ebenfalls in Mitleidenschaft. Den verschiedenen Anforderungen des Fluges entsprechend, sind

auch Hand, Fuß, Schwanz und Uropatagium in verschiedener Weise differenziert. Hierbei ist eine fortschreitende Evolution zur Vervollkommnung des Fluges nachweisbar. Sie braucht aber nicht gepaart zu gehen mit einer gleichzeitigen Entfernung anderer Organe vom ursprünglicheren Zustande zu einem abgeänderten. Daraus erwachsen der Taxonomie, die doch schon durch die ungeheure Zahl der Fledermaus-Arten vor ungewöhnlich schwerer Aufgabe steht, neue Schwierigkeiten. Durch die Aufstellung von einigermaßen fiktiven „Gruppen" oder Tribus habe ich getrachtet, den vermut-

Fig. 90.

Fig. 90. Lyrioderma (Megaderma) lyra. Nach Dobson.

Fig. 91.

Fig. 91. Rhinolophus euryotis. Nasenaufsatz. Nach Dobson, vergr. *hh* horizontales hufeisenförmiges Blatt, begrenzt die Nasenlöcher *n*; *S* Sella mit dem zentralen Nasenblatt *c*, dahinter das vertikale, hintere Nasenblatt *vn*.

Fig. 92.

Fig. 92. Rhinolophus hipposideros $^2/_1$ nat. Gr. Nach Blasius.

lichen genealogischen Zusammenhang zum Ausdruck zu bringen (s. auch bei Vespertilionoidea).

1. Unter dem Tribusnamen **Rhinolophoidea** vereinige ich 2 Familien, die unzweifelhaft genetisch eng zusammenhängen. Sie lassen sich in je 2 Unterfamilien trennen, wie in der Tabelle geschehen, wobei aber kaum genügend hervortritt, wie ungleich die progressiven und regressiven Veränderungen von Schädelform, Intermaxillaria, Nasenhöhle, Cochlea, Schwanz, Becken, Zehen usw. verteilt sind. Allein steht das sehr ursprüngliche Genus NYCTERIS Geoffr. in Afrika und von der malayischen Halbinsel bis Timor.

   Die 1. Familie MEGADERMATIDAE reicht von tropisch Afrika bis Australien und die Philippinen. Ihre Vertreter sind ebenfalls ausgezeichnet durch die enormen Ohren und den lang aufgerichteten Nasenaufsatz; noch auffälliger durch das Fehlen knöcherner Intermaxillaria, wodurch obere I fehlen und der Mundrand vorn weit offen steht

Die 2. Familie der RHINOLOPHIDAE umfaßt die einzigen Microchiroptera ohne Tragus; ihre Vertreter haben aber unter ihnen den größten Nasenaufsatz. Von diesen sind HIPPOSIDEROS Gray (Phyllorhina Bonap.) und zahlreiche Verwandte über den tropischen Teil der Alten Welt verteilt. Ebendort, aber auch im gemäßigten Teil derselben, finden sich die über 100 Arten von RHINOLOPHUS Lac. Die starke Aufblähung der Nasenhöhle und die enorme Vergrößerung der Cochlea sind Spezialisierungen von unbekannter Bedeutung. Am bekanntesten ist *Rh. hipposideros* (Bechst.) von Java und Ost-Afrika bis Irland und *Rh. ferrum equinum* (Schreb.), dessen Verbreitung noch größer ist, da er bis Japan und über ganz Afrika sich ausdehnt.

2. Der zweite Tribus: **Phyllostomatoidea,** gekennzeichnet durch das lange 3. Glied im 3. Finger, was den Schnitt der Flügel beeinflußt, sowie durch die vollständige Ausbildung der Intermaxillaria, die allseitig miteinander und mit den Maxillaria verwachsen und deren Gaumenfortsätze eine mediane Naht bilden, so daß sie die Foramina incisiva begrenzen, umfaßt die in unserer Tabelle charakterisierten 3 Familien, die bereits Winge unterschied, während Miller die Genera in anderer Weise gruppiert.

Die 3. Familie PHYLLOSTOMATIDAE lösen wir in 3 Unterfamilien auf, von denen die

a) **Phyllostominae** sämtliche amerikanische Fledermäuse mit normalen Backenzähnen und Nasenaufsatz umfaßt. Sie nähern sich damit den altweltlichen Rhinolophidae, unterscheiden sich aber sofort durch das obengenannte Merkmal des 3. Fingers. Alle sind ausgesprochen insectivor und haben dementsprechend scharfe Höcker in W-förmiger Anordnung. Nur bei HEMIDERMA Gerv. und RHINOPHYLLA Peters ist die Krone der rückgebildeten M schneidend und der Jochbogen unvollständig. Sie werden von Miller in der Unterfamilie Hemiderminae vereinigt gegenüber den Phyllostominae im engeren Sinne. Diese wurden früher unrichtigerweise des Blutsaugens verdacht, besonders *Vampyrus spectrum* (L.). Die etwa 14 Genera, die das tropische Amerika bis zu den Bahamas und Süd-Kalifornien bewohnen, lassen sich unterscheiden durch die Zahl der unteren I und der P, durch den Schädelbau, die Größe der Bulla, die Länge des Schwanzes usw.

b) **Glossophaginae.** Auf den tropischen Teil des neotropischen Gebietes beschränkt, vertreten sie hier die altweltlichen Macroglossinae. Ähnlich wie diese haben sie eine langgestreckte Schnauze und weit vorstreckbare Zunge, die spitz endet und mit mechanischen Papillen reichlich bedeckt ist. Sie eignet sich zum Verzehren weicher Früchte. Hiermit im Einklang sind die Backenzähne verlängert und schmal, wodurch das W-Muster bis zum Verschwinden zurückging, auch die Krone der M, deren Zahl auf $\frac{2}{2}$ sinken und stumpfhöckerig werden kann. Insectivore Nahrung wird denn auch daneben nicht verschmäht. Die auf die Bahamas und Großen Antillen beschränkten Genera PHYLLONYCTERIS Gundl., REITHRONYCTERIS und EROPHILA Miller, mit sehr langen und

schmalen unteren M, rudimentärem Nasenaufsatz, fehlendem Jochbogen unterscheidet Miller als *Phyllonycterinae.*

c) **Stenoderminae.** Ausschließliche Bewohner von tropisch Amerika, nordwärts bis Cuba, Süd-Florida und Zentral-Mexiko, sollen zum Teil von Früchten leben und daher gewissermaßen die fehlenden Pteropodidae im neotropischen Gebiet vertreten. Dementsprechend haben die Backenzähne noch eine breite Krone, verloren aber ihr W-Muster; die Höcker bilden vielmehr eine schneidende Kante. Gewöhnlich ist der Gesichtsschädel verkürzt, breit und abgeflacht. Von den etwa 20 Genera mit zahlreichen Arten sei URODERMA Peters hervorgehoben, mit verhältnismäßig langem Schädel und oberen äußeren zweispitzigen I. Ferner BRACHYPHYLLA Gray, ausgezeichnet durch eine grob-gefältelte Kaufläche der M., von denen die hintersten auffallen durch ihre Größe. Letzteres gilt auch für die oberen I^2 und C., wodurch Brachyphylla früher den Desmodonten zugerechnet wurde.

4. Die Familie CHILONYCTERIDAE, die ungefähr übereinstimmt mit den Lobostominae von Dobson und den Mormopini von Winge, umfaßt neotropische Fledermäuse, die sich durch den ursprünglicheren Schultergürtel, fehlenden Nasenaufsatz, großen Sporn und dementsprechend große interfemorale Flughaut von den Phyllostomatidae unterscheidet. Sie haben aber im Gegensatz Lippen- und Kinnanhänge. Bei PTERONOTUS Gray rückt der Ursprung der Flughaut bis auf die Mitte des Rückens.

5. Familie DESMODONTIDAE. Tropisch amerikanisch bis Süd-Mexiko. Von altersher bekannt durch ihre Gepflogenheit, das Blut warmblütiger Tiere zu saugen aus einer Wunde, die sie beißen. Dazu befähigt sie die Größe und Schärfe der schneidenden Krone der oberen C, namentlich aber des äußeren oberen I (Fig. 87) des einzigen der bei DESMODUS Wied und DIAEMUS Miller vorkommt; bei DIPHYLLA Spix tritt noch ein rudimentärer innerer I auf. DESMODUS hat mit $\frac{1\,1\,1\,1}{2\,1\,2\,1} = 20$ die geringste Anzahl Zähne im Gebiß unter Chiroptera. Es befähigt kaum zu einer anderen Nahrungsweise. Damit im Zusammenhang steht auch die Umformung des Magens (s. oben S. 144). Vielleicht spielen die 2 Hautverdickungen am Metacarpale des Daumens, die bei Diaemus auf eine reduziert sind und bei Diphylla fehlen, die Rolle von Haftscheiben.

3. Tribus: **Emballonuroidea,** kenntlich am dünnen Schwanz, der, das schmale Uropatagium durchbohrend, dessen Dorsalfläche aufliegt; an der schräg abgestutzten Schnauze, mit Nasenlöchern ohne Hautanhänge. Sie umfassen zunächst das alleinstehende Genus RHINOPOMA Geoffr. aus Süd-Asien, von Ägypten bis Sumatra, das als einziger Vertreter zur 6. Familie der RHINOPOMATIDAE erhoben ist. Bereits Peters erkannte dessen ursprünglichen Bau, der an Pteropodidae erinnert durch die selbständigen, vollständigen Intermaxillaria, den ursprünglichen Schultergürtel und — einzig unter Microchiroptera — den Besitz von 2 Phalangen im Index. Von der (7.) Familie EMBALLONURIDAE sind die **Emballonurinae** über den Tropengürtel, mit Ausnahme von Australien, verbreitet. Miller unterscheidet 11 Genera;

zum Teil ausgezeichnet durch eine Drüsentasche auf der Dorsalfläche der antebrachialen Flughaut, namentlich beim Männchen von Saccopteryx Illig. von tropisch und subtropisch Amerika. — Taphozous Geoffr., in zahlreichen Arten über Afrika, das südliche Asien bis Australien und über Neu-Guinea und die Philippinen verbreitet, sämtlich ohne die genannte Drüsentasche, nähert sich Diclidurus Wied aus dem tropischen Amerika. Hier bildet das Uropatagium eine ventrale Drüsentasche, die vom Schwanz durchbohrt wird.

Nach Miller gehört die (8.) Familie Noctilionidae, die Winge seinen Mormopini, somit den Phyllostomatidae, zurechnet, hierher. Sie weichen ab durch den Bau des Beckens, des Schultergürtels; Noctilio L. selbst aber durch die einzig dastehende Länge der Beine und Größe der Füße, die nach Winge an die eines Fischadlers erinnern. Sie werden denn auch zum Fang von Fischen ausgenutzt, die, auffallend genug, die Nahrung von Noctilio ausmachen.

4. Tribus: **Vespertilionoidea.** Die außerordentlichen Schwierigkeiten der Taxonomie der Chiroptera äußert sich kaum stärker als in der 4. Gruppe unserer Tabelle, da die progressive Umbildung verschiedener Organe eine auffallend ungleiche ist. Die **Molossidae** haben z. B. in ihren kurzen kräftigen Beinen, mit einer unter Fledermäusen einzig dastehenden starken Ausbildung der voll funktionierenden Fibula, noch am meisten die ursprüngliche Form der Hinterextremitäten bewahrt, die sich aus einem arboricolen Greiforgan zu einem Aufhängeapparat modifizierten. Demgegenüber haben ihre Vordergliedmaßen die höchste Umbildung zu Flugorganen erfahren. Aber auch hier wieder sind die Vespertilionidae in der Reduktion der Ulna einen Schritt weitergegangen. Die in unserer Tabelle vorgelegte Systematisierung, namentlich auf den Arbeiten von Winge und G. Miller aufgebaut, ist daher eine provisorische. Daß ganze Abteilungen, wie die Myzopodidae, die Thyropterinae, Furipterinae, Mystacopinae, nur einen einzelnen Vertreter aufzuweisen haben, zeigt, daß es isolierte Endglieder sind von uns unbekannten, ausgestorbenen Zweigen, deren vermutliche genealogische Zusammengehörigkeit zu einem Stamme durch den fiktiven Gruppennamen Vespertilionoidea angedeutet wurde.

9. Familie: Vespertilionidae. Wegen des einfachen Baues von Nase, Schnauze und Lippen als Glattnasen bekannt, erhellt ihre Zusammengehörigkeit z. B. aus der reduzierten Ulna, die, proximal gewöhnlich mit dem Radius verschmolzen, weiterhin einen kaum verknöcherten bindegewebigen Faden darstellt; ferner aus der Rückbildung des medianen Gaumenteils der Intermaxillaria. Die Zahl der I kann oben 2, 4, unten ausnahmsweise 2, meist 4 oder 6 betragen. Die etwa 40 Genera mit über 300 Arten, die zum Teil eine universale Verbreitung haben, soweit die Baumgrenze reicht, erfuhren namentlich durch G. Miller eine eingehende Revision und Gruppierung in 6 Unterfamilien, von denen hier nur einzelne Genera genannt werden können. Aber selbst deren Wert ist zum Teil unsicher, da einzelne Merkmale, wie Zahl und Form der P, Bau des Proc. coracoideus, relative Länge der Tibia, nach Ärnbäck-Christie-Linde eine

gewisse Flüssigkeit haben und andeuten, daß die Evolution mancher unserer Arten noch keine abgeschlossene ist.

Der Familienname ist dem Genus VESPERTILIO L. mit der einzigen paläarktischen Art *V. murinus* L. entlehnt. Miller wies nach, daß sie *Vesperugo discolor* von Blasius entspricht. Unter diesem Genusnamen fallen Vespertilioniden mit freiem Hautläppchen am Hinterrand des Sporns; mit 5 unteren Backenzähnen, die 2 vordersten einspitzig; Ohren median nicht verwachsen; Nasenloch nicht erweitert; Oberlippe nicht aufgeschwollen. Sie werden zerlegt in den bereits genannten *Vespertilio murinus* L. mit 43 mm Unterarmlänge, geringer Größe des 2. I sowie mit dem Außenrand des Ohres unterhalb der Mundspalte bis zum Mundwinkel reichend. Er hat mit EPTESICUS Rafin. gemein nur einen oberen P. Letzterem, über einen großen Teil der Welt verbreiteten Genus gehören an *E. serotinus* (Schreb.) von Europa, Asien und Afrika, der spät fliegt und auch im Frühjahr erst spät erscheint und 50 mm Armlänge hat. *E. nilssoni* (Keys. u. Blas.) = *Vesperugo borealis* Nilss. mit 40 mm Armlänge. Die nördlichste aller Fledermäuse, die in Norwegen bis 69° 30′ n. Br. wahrgenommen ist, aber nur im Juli und August, wenn die Abnahme der hellen Sommernächte Einwanderung so hoch nordwärts gestattet. Weitere europäische Arten von Vesperugo auct., die sich unterscheiden durch 2 obere P, werden NYCTALUS Bowd. (= Pterygistes Kaup) und *Pipistrellus* Kaup zugeteilt. Ersterer unterscheidet sich durch kurze, runde Ohren, durch das 5. Metacarpale, das bedeutend kürzer ist als das 4., und durch den ganz vom Uropatagium umschlossenen Schwanz. *N. noctula* (Schreb.), von England bis Japan und von Skandinavien bis Südafrika und den indischen Archipel verbreitet, fliegt bei uns am frühesten abends. Von dieser braungelben Art unterscheidet sich *N. leisleri* (Kuhl) mit beschränkterem Gebiet. Die etwa 40 Arten von PIPISTRELLUS Kaup, ebenfalls mit P $\frac{2}{2}$, schmälerem Ohr und 4. und 5. Metacarpale von ungefähr gleicher Länge, ist bei uns vertreten durch *P. pipistrellus* (Schreb.). Mit 42 mm Körperlänge ist sie die kleinste aber allgemeinste Fledermaus von Europa, die bis Japan reicht und von Skandinavien vom 60° n. Br. bis Spanien, im Gebirge bis zur Baumgrenze. Dieser gewandte Flieger hat die längste Flugzeit und erscheint selbst an warmen Wintertagen. Südwärts schließt sich ihr bis Australien der nahverwandte *P. abramus* (Temm.) an, der zur Sommerzeit bis Dänemark wandert.

Die Arten von Vespertilio auct., denen ein freies Hautläppchen am Hinterrand des Sporns fehlt, die 6 untere Backenzähne haben, worunter 3 einspitzige, tragen den Namen MYOTIS Kaup. Mit etwa 80 Arten, namentlich über den tropischen und temperierten Teil der Alten Welt verbreitet. Durch $\frac{2\,1\,3\,3}{3\,1\,3\,3} = 38$ gehören sie zu den Chiroptera mit der höchsten Gebißzahl und unterscheiden sich mit dem nahverwandten PIZONYX Miller durch 6 obere Backenzähne von allen Vespertilionidae; der Außenrand des Ohres läuft bis zum Tragus, Schnauze verlängert, behaart; Flug unbeholfen; Winterschlaf lang andauernd. Von den 6 auch in Nord-Europa vorkommenden Arten ist *M. myotis* Bechst. = Vespertilio murinus Schreb. (nec L.) mit 60 mm langem Unterarm

die größte und eine der größten europäischen Fledermäuse überhaupt. Sie hat 9—10 Querfalten im Ohr; die Schwanzspitze steht frei aus dem Uropatagium vor, dessen Hinterrand unbewimpert ist. Mit engerer Verbreitung schließt sich ihr *M. bechsteini* Leisler an. Die wimperhäutigen Fledermäuse *M. nattereri* (Kuhl) und *M. emarginatus* Geoffr. (Vespertilio ciliatus Blas.) haben 5 oder 6 Querfalten im Ohr, den Schwanz ganz eingeschlossen in das Uropatagium, dessen Hinterrand gewimpert ist. Es sind ebenfalls unbeholfene Flieger. Als *Leuconoë* Boie wurden früher die Wasserfledermäuse abgetrennt, mit 4 Querfalten im Ohr, freier Schwanzspitze und unbewimpertem Uropatagium. Es sind *M. mystacinus* (Leisler), *M. daubentoni* (Leisler) und *M. dasycneme* Boie, die die Gewohnheit haben, niedrig über dem Wasserspiegel zu jagen.

Den Vespertilioniden mit getrennten Ohren und endständig sich öffnenden Nasenlöchern gehört in Europa ferner an Barbastella Gray (Synotus Keys. u. Blas.) mit P $\frac{2}{2}$, stark aufgeschwollener Oberlippe, Sporn mit Hautlappen, Außenrand des Ohres, zwischen Auge und Oberlippe, über den Mundwinkel hinaus sich erstreckend. Von den 2 Arten lebt *B. barbastellus* (Schreb.) in Mittel- und Süd-Europa bis Asien und Afrika. Verwandt sind die ebenfalls durch enorme Ohren ausgezeichneten Genera *Corynorhinus* All., *Euderma* Allen, beide von Nord-Amerika, und Plecotus Geoffr. mit der einzigen Art *Pl. auritus* (L.) mit $\frac{5}{6}$ Backenzähnen, ohne Hautläppchen am Sporn, der Außenrand des Ohres bei der Mundspalte endend, die Nasenlöcher nach oben sich öffnend. Flügel kurz, breit, Flug daher flatternd. Flugzeit kurz.

Als eigene Unterfamilie trennt Miller Miniopterus Bp. ab auf Grund der einzig dastehenden enormen Ausbildung der mittleren Partie des Praesternum. Der tropischen und temperierten Alten Welt angehörig, reicht *M. Schreibersi* Bp. bis Süd-Europa. Als Vertreter einer weiteren Unterfamilie soll Mionina Gray und Harpiocephalus Gray gelten, beide mit röhrenförmig verlängerten Nasenlöchern und dem oberen P^2 kaum reduziert und gleich dem P^4.

10. Familie Natalidae in der ursprünglichen Auffassung von G. Miller (1899); später von ihm in die 3 Unterfamilien unserer Tabelle als selbständige Familien geschieden. Sie umfaßt ausschließlich tropisch amerikanische Fledermäuse. Hiervon seien hervorgehoben die **Furipterinae**, bei denen, einzig unter Fledermäusen, der Daumen bis zum rudimentären Krallenglied in die Flughaut aufgenommen ist. Noch auffallender ist Thyroptera Spix, der einzige Vertreter der **Thyropterinae**, durch die große Saugscheibe am Daumen und eine kleinere an der Fußsohle (Fig. 81).

Dieses unter Säugern einzig dastehende Auftreten von echten Saugscheiben teilt Thyroptera mit der 11. Familie: Myzopodidae, deren einziger Vertreter *Myzopoda aurita* M. Edw. u. Grand. gleichfalls nur 2 Phalangen in den verwachsenen Zehen hat und als weitere einzig dastehende Spezialisation einen pilzförmigen Körper am Eingang der Ohrmuschel, mit welcher der Tragus verwachsen ist. In Madagaskar lebend, gab ihre Verwandtschaft mit den tropisch amerikanischen *Thyroptera* und *Furipterus* O. Thomas (1904) Anlaß zu zoogeographischen Spekulationen über deren Zusammenhang.

Die Vertreter der 12. Familie MOLOSSIDAE nähern sich durch die schräg abgestutzte Schnauze und durch andere Punkte den Emballonuridae, mit denen sie auch meist vereinigt werden. Sie unterscheiden sich durch die bereits oben hervorgehobenen starken Hinterextremitäten mit gut ausgebildeter Fibula und breiten Füßen, die ganz frei von der Flughaut sind. Letztere kann sehr vollkommen gefaltet werden und läßt dann den starken Vorderarm frei. Die Tiere sind hierdurch befähigt, schnell über den Boden zu kriechen. Abseits steht MYSTACOPS Lydek. mit der einzigen neuseeländischen Art *M. tuberculatus* Gray. Von den übrigen Genera ist CHEIROMELES Horsf., dessen gut ausgebildete Intermaxillaria jederseits 2 starke I tragen, nahezu haarlos (s. oben S. 131); die einzige Art, *Ch. torquatus* Horsf., ist auf die malayische Halbinsel und die großen Sundainseln beschränkt. Die etwa 10 Arten von MOLOSSUS Geoffr. und die davon neuerdings abgetrennten Genera bewohnen das tropische und subtropische Amerika, während die etwa 40 Arten von NYCTINOMUS Geoffr. mit getrennten Intermaxillaria und dementsprechend unterbrochener Reihe der I zirkumtropisch sind. Am weitesten nördlich dringt bis Süd-Europa *N. taeniatus* Raf. (Dinops cestoni Savi) und in Amerika bis Nevada *N. macrotis* Gray vor.

Vorgeschichte.

Bezüglich der Genealogie der Chiroptera wurde oben wiederholt angedeutet, daß sie sich von primitiven kletternden, arboricolen oder rupicolen Insectivora herleiten, deren anfänglich als Fallschirm wirkende Flughaut bei weiterer Ausbildung endlich zum Fluge befähigte und damit Ursache wurde der vielen Umformungen, die der Körper erfuhr. Dieser Gedanke ist mehrfach ausgesprochen und namentlich durch Winge folgerichtig bis ins Detail hinein verfolgt worden. Er spricht dabei aber vorsichtigerweise von den Vorfahren als von „kleinen Säugern, in ihrer Körperform am nächsten den ursprünglichsten Insectivora, ohne aber das eigene Gepräge der derzeitigen Insectivora, unter anderem ohne die starke rüsselförmige Schnauze, die eigentümlich ist für die meisten heutigen Insectivora".

Daß der Ursprung der Fledermäuse bei solchen Lacertidae zu suchen sei, die Neigung zur Verlängerung der Zehen sowie zur Bildung einer Flughaut haben, wie Noack meint, bedarf keiner ernsthaften Widerlegung.

Es fehlt jeder Grund, den Ursprung der Chiroptera für einen polyphyletischen zu halten. Am wahrscheinlichsten lag er in einem tropischen oder subtropischen Klima bei arboricolen Vorfahren, da sich damit die frugivore Diät der Megachiroptera und die Neigung mancher Microchiroptera, neben animaler Nahrung auch Früchte zu genießen, am leichtesten erklären läßt.

Zweifelsohne war das Gebiß ursprünglich ein insectivores mit W-Muster der Backenzähne. Es erhielt sich in dieser Form und in der ursprünglichen Zahl von 38 Komponenten bei zahlreichen recenten Microchiroptera. Die Änderungen, die es innerhalb derselben erfuhr, waren allgemeiner Art, zunächst solche der Rückbildung der Incisivi, von denen wir sahen, daß sie oben oder unten schließlich schwinden können. Wir brachten das auf S. 151 in Verbindung mit der Weise, in welcher die insectivore Beute im Fluge erhascht wird. Ausführlich wurde auf S. 142 weiter dargelegt, wie das

Gebiß auch in seinem postcaninen Teil numerischer Rückbildung unterlag, häufig unter nachweisbarem Einfluß der Diät. Wichtiger ist augenblicklich, daß die Reduktionserscheinungen auch auf die Form sich beziehen und daß O. Thomas (1888) und Miller zum Schluß kommen, daß die vereinfachten Molaren der Megachiroptera sich von vielspitzigen, wie wir sie von den Microchiroptera kennen, herleiten, etwa durch eine Reihe von Stadien, analog denen, die sich heute bei den Phyllostomatidae zeigen.

Wir dürfen uns somit vorstellen, daß Mega- und Microchiroptera an ihrer Wurzel zusammenhingen. Daß erstere sich stets mehr an die ausschließliche frugivore Diät anpaßten, was zwar ihr Gebiß vom ursprünglichen Typus entfernte, die übrigen Organe aber weit weniger spezialisierte als bei den Microchiroptera. Ihre Lebensweise ist ja eine sehr einfache und monotone. Meist hängen sie über Tag gesellschaftlich in einem Baum oder anderem Ruhepunkt, um gegen Abend in fruchttragenden Bäumen ihre Nahrung zu suchen und gesättigt zum Ruhepunkt zurückzukehren. Außer Ausdauer wird somit an ihre Flugfähigkeit keine hohe Anforderung gestellt. Aus ihrer Vorgeschichte ist als einzige fossile Gattung +Archaeopteropus transiens Meschinelli aus den oligocänen Ligniten Oberitaliens zu erwähnen, die durch die Wiedergabe von L. Meschinellis Figur in Abels Vorzeitlichen Säugetieren allgemeiner bekannt wurde.

Anders ist es mit der Mehrzahl der Microchiroptera gestellt. Bei ihrer Insectenjagd hat die Technik ihres Fluges hohen Leistungen zu genügen. Damit wurde, wie oben dargelegt, ihr Organismus weitgehend umgeformt; weit intensiver als bei Megachiroptera, die somit ursprünglicher blieben. Als ursprüngliche Eigenschaften (s. auch S. 150) dürfen wir auffassen einen gestreckten Schädel mit horizontaler basaler Achse; im Gesichtsteil verlängert, mit gut entwickelten Nasalia und Intermaxillaria; die Nasenhöhle normal, auch im Bau der Naso- und Ethmoturbinalia. Der knöcherne Gaumen nicht über die Zahnreihe hinaus verlängert. Tympanicum hufeisenförmig, ohne knöcherne Bulla. Ein Orbitalring fehlt. Unterkiefer mit vorspringendem Proc. angularis. Condylus humeri rund, Tuberculum majus und minus nicht über denselben sich erhebend, ersteres demnach ohne sekundäre gelenkige Verbindung mit der Scapula. Tibia kurz, kräftig mit gut entwickelter funktionierender distaler Fibula. Gebiß mit wenigstens 38 Komponenten, wobei frühzeitiger Fortfall des I^3 angenommen wird; die Molaren mit dem oben beschriebenen insectivoren Charakter.

Wir nannten hier nur osteologische und odontologische Merkmale da nur mit diesen sich die Kunde der fossilen Chiroptera befassen kann. Daß diese eine unvollständige ist, liegt an der Kleinheit der Objekte, namentlich aber an der Schwierigkeit ihrer Fossilisation und der Beschränktheit ihres Vorkommens. Was darüber bekannt ist, hat Revilliod in ausgezeichneter Weise zusammengestellt. Diese Geschichte, die sich danach mit etwa 53 mehr oder weniger bestimmbar beschriebenen Arten beschäftigt, hebt mit dem Unter-Eocän der Wasatch Beds (Nord-Amerika) an, aus denen Matthew einen Oberkiefer von +Palaeonycteris paleocenica beschrieb, der möglicherweise den Phyllostomatidae angehört.

Wichtiger sind die wenig jüngeren, dem Lutetien von Messel bei Darmstadt angehörigen Funde, die zum Teil außergewöhnlich vollständige Skelete lieferten. Revilliod beschrieb sie als +*Palaeochiropteryx* und +*Archaeonycteris* und erhob sie zu selbständigen Familien im Hinblick auf die Ursprünglichkeit mancher Organteile. Allerdings hat Winge gegen

2 Punkte, zum Teil wohl mit einigem Recht, Beschwerden erhoben. So soll +Pal. tupaiodon Rev. nur einen Sakralwirbel haben, worin Revilliod einen primitiven Charakter, der ursprünglich der ganzen Ordnung eigentümlich war, meint erblicken zu müssen. Da dies aber ein unter Säugern einzig dastehendes Vorkommnis wäre, denn von keinem seien weniger als 2 Sakralwirbel bekannt, denkt Winge an die Möglichkeit eines Irrtums in der Deutung der mehr oder weniger gequetschten Skeletstücke. Er übersah aber, daß auch anderwärts eine nur durch einen Sakralwirbel hergestellte ileo-sakrale Verbindung bestehen kann.

Als wichtigstes Merkmal für die weniger zahlreichen Bruchstücke von +Archaeonycteris trigonodon Rev. nennt Revilliod, im Gegensatz zu allen bekannten Chiroptera, das Vorkommen von 2 unreduzierten Milchmolaren. Da es sich im übrigen um eine echte Fledermaus im modernen Sinne handelt, kann Winge nicht annehmen, daß bei ihr sich noch Milchzähne in solcher Vollkommenheit sollten erhalten haben. Eher gehört das als Kiefer mit Milchgebiß gedeutete Skeletstück nicht +Archaeonycteris, sondern einer unbekannten Art an.

Die weiteren bekannten fossilen Arten, von denen Revilliod zahlreiche neu beschrieb oder einer Revision unterwarf, gehören, soweit sie sicher bestimmbar sind, ebenfalls den Microchiroptera an, mit einziger Ausnahme vom obengenannten +Archaeopteropus transiens Mesch. aus dem Oligocän von Italien: ein unzweifelhafter Vertreter der Megachiroptera, nach K. Andersen insofern primitiv, als der 2. Finger weniger reduziert ist als sonst.

Revilliod bringt die Mehrzahl der Arten in heutige Familien unter, einzelne sogar in heutige Genera, wie *Rhinolophus*, trotzdem es sich um Funde aus den Phosphoriten von Quercy, also um oberes Eocän handelt. Von diesem Fundort, der überhaupt die meisten Chiroptera lieferte, stammt +*Vespertiliavus* Schlosser und *Necromantis* Weithof., von denen ersterer den Emballonuridae, letzterer den Megadermatidae angehörte; beides Familien, die wir heute nur aus den Tropen kennen und in Europa fehlen. Dem Genus +Palaeonycteris Rev. mit seinen verschiedenen Arten von Egerkingen und Quercy wußte Revilliod aber keinen sicheren Platz im System anzuweisen.

Wie denn auch sei, auch diese ältesten Chiroptera sind eben bereits echte spezialisierte Chiroptera, die sich von den heutigen höchstens durch etwas primitiveren Bau unterscheiden. Die Entstehung der Chiroptera liegt also in vortertiärer Zeit; wie weit zurück, ist unbekannt. Wohl aber bin ich mit Revilliod der Ansicht, daß ihre Entwicklung aus primitiven arboricolen Insectivoren mit Fallschirm eine schnelle gewesen sein muß, da man sich schwerlich langdauernde Zwischenstufen zwischen einem Fallschirm, der nur zum Schweben von Baum zu Baum befähigte, und einem wirklichen Flug vorstellen kann.

Hiermit kommen wir in das Gebiet der Spekulation und verweilen darin, wenn man versucht, die Chiroptera von Tupaiidae herzuleiten, wie z. B. Gregory will, der sie zusammen mit diesen, sowie mit Galeopithecus und den Primates in eine Superordo Archonta vereinigt. Oder wenn man mit Revilliod die Vorfahren bei den jurassischen Säugetieren suchen will. Das steht wohl fest, daß Galeopithecus nicht in der Reihe der Vorfahren liegt (s. unten).

V. Ordnung: Dermoptera.

Trotzdem es sich bei den Galeopithecidae nur um ein einzelnes Genus, nach anderen um zwei Genera mit 2 Arten handelt, zwingt ihr Körperbau uns, sie in eine besondere Ordnung aufzunehmen. Durch Linné den Lemuriden zugesellt, wurde Galeopithecus später meist in entferntere oder nähere Beziehung zu den Chiroptera gebracht oder gar mit ihnen vereinigt.

Aber schon gleich das auffälligste Merkmal von Galeopithecus, der Fallschirm, weicht ganz wesentlich von der Flughaut der Fledermäuse ab, die zwischen den enorm verlängerten und durchaus umgeformten Fingern ausgespannt, wirkliche Flügel darstellt, die zum Fluge befähigen. Bei Galeopithecus bleibt es eben nur bei einem Fallschirm, der allerdings, was seinen Umfang angeht, nur von den Fledermäusen übertroffen wird. Mit letzteren verglichen, ist die Flughaut (Patagium) aller übrigen Säugetiere weit kleiner. Sie streckt sich nur zwischen den Extremitäten als Plagiopatagium aus: bei Propithecus unter den Lemuriden in rudimentärer Form, gut ausgebildet bei Petaurus und Petauroides, weniger bei Acrobates unter den Marsupialia. Unter Nagetieren kommt bei Pteromys und Sciuropterus ein zwischen Kopf, Hals und Vorderextremität sich ausspannendes Propatagium hinzu; bei Anomalurus und Idiurus endlich ein Uropatagium, das, zwischen den Hinterextremitäten liegend, die Schwanzwurzel einfaßt. Nur beim Galeopithecus bleibt Hand und Fuß nicht, wie sonst, frei, sondern das Patagium, das am Halse beginnt, hüllt die fünffingerigen Extremitäten bis zu den Krallen, sowie den Schwanz ein, der bei allen übrigen Säugern — abgesehen von den Fledermäusen — buschig aus der Flughaut hervorragt. Dieser Fallschirm befähigt das Tier zu schwebenden Sprüngen von Baum zu Baum. So sah Wallace ein Exemplar aus einem 12 m hohen Baum 55 m weit zur Basis eines anderen Stammes schweben, an dem es dann weiter emporkletterte.

Fig. 93. Galeopithecus (Galeopterus) temmincki Waterh. Nach Tickell aus Blanford.

Während die Flughaut der Fledermäuse haarlos oder nur dünnbehaart, die der übrigen Säuger ganz behaart ist, fehlt bei Galeopithecus das weiche, marmorierte, seidenglänzende Haar des übrigen Körpers nur zwischen den Zehen und am Rande des Fallschirms. Die gleichartigen Haare sind unregelmäßig verbreitet und brechen offenbar erst spät durch, da ein

neugeborenes Junge von 15,5 cm Länge in der Hauptsache noch nackt erscheint. Vibrissae sind nur gering entwickelt.

Alveoläre und tubulöse Drüsen sind vorhanden, bilden aber keine umfangreicheren Drüsenkörper; auch Analdrüsen fehlen.

Von Zitzen treten zwei Paar pektoral oder fast postaxillar auf.

Der gewölbte Schädel, dem ein Sagittalkamm fehlt, ist in seinem Gesichtsteil breit und niedergedrückt. Die geräumige Orbita wird überdacht vom weit vorspringenden Rande des Frontale, der vom Foramen supraorbitale durchbohrt wird. Die postorbitalen Fortsätze des Frontale und Jugale berühren sich nicht, sind einander aber erheblich genähert. Letzterer Knochen ist übrigens gut entwickelt und beteiligt sich an der Bildung der Fossa glenoidea, die hinten durch den Processus postglenoideus begrenzt wird. Auf ihr bewegt sich der Unterkiefer ausschließlich ginglymisch. Das Lacrymale beteiligt sich mit scharfer Kante an der vorderen Umwandung der Augenhöhle; sein orbitaler Teil wird vom Foramen lacrymale durchbohrt. Der breite knöcherne Gaumen hat einen verdickten Hinterrand, der die Zahnreihe nach hinten nicht überragt. Ein selbständiges Foramen rotundum fehlt, es ist aufgenommen in der Fissura sphenorbitalis; dagegen ist ein Foramen ovale vorhanden. Das Tympanicum hat im jungen Tier die Gestalt eines breiten Halbringes, der nach außen die Wand des Recessus meatus bildet und später zu einem rinnenförmigen Gehörgang auswächst, nach innen aber die Paukenhöhle begrenzen hilft. Hier dehnt er sich weiterhin zu einer kleinen Bulla ossea aus, die aber nicht mit dem Petrosum verwächst. Lufthöhlen im Mastoidteil des Schädels stehen in Verbindung mit der definitiven Paukenhöhle, an deren Begrenzung sich das Alisphenoid beteiligt. Man hat Nachdruck gelegt auf diese Übereinstimmung mit den Insectivora; sie kommt aber auch bei anderen Säugern vor; van Kampen kommt denn auch zum Schluß, daß Galeopithecus in der Tympanalgegend keine einzige Eigenschaft mit den Insectivora gemein habe, ausgenommen solche, die auch bei anderen Säugern öfters angetroffen werden, und daß er in den meisten Eigenschaften sogar stark von denselben abweiche und sich mehr den höheren Säugern nähere.

Der Unterkiefer zeichnet sich aus durch die geringe Höhe seines aufsteigenden Astes, so daß der Condylus im Niveau der Kaufläche liegt und der Proc. coronoideus äußerst niedrig, der Proc. angularis dagegen stark verbreitert ist; sein Kinnteil ist auffällig breit und tutenförmig abgeflacht.

Nach Leche hat das ausgewachsene Tier 26—27 präsakrale Wirbel, von denen 13—14 rippentragend sind, das jugendliche nur 25. Hieraus schließt Leche, daß das Becken, das beim Erwachsenen nur teilweise vom ersten Sakralwirbel getragen wird, während seiner Entwicklung kaudalwärts wandert, und daß das Sacrum, das aus fünf Wirbeln besteht, auf Kosten der 17—19 Schwanzwirbel zustande kommt. Die Halswirbel sind lang, die Halswirbelsäule gestreckt; die Proc. spinosi der Rückenwirbel breit. Von Umformungen, wie sie die Krümmung der Wirbelsäule, das Becken und dessen Gelenkung mit dem Femur bei Chiroptera zeigt, lauter indirekte Folgen des Fluges, die wir oben von dieser Ordnung kennen lernten, ist also bei Galeopithecus nichts zu verspüren. Wohl aber macht sich der Einfluß des Fallschirmes auf die vorderen Extremitäten bemerkbar, indem der Radius den Humerus an Länge bedeutend übertrifft. Weiter wird die Ulna zwar knorpelig in toto angelegt, beim erwachsenen Tier fehlt aber ihr distales Ende und ist nur durch ein Ligament vertreten oder mit dem

Radius verschmolzen [Huxley]. Am Schultergürtel zeichnet sich das Schulterblatt durch den in zwei Fortsätze auslaufenden Processus coracoideus aus. Der ventrale entspricht dem Proc. coracoideus anderer Säugetiere, der dorsale dient in erster Linie zum Ursprung des Musc. coracocutaneus, der längs dem Ober- und Unterarm zum Propatagium zieht; desgleichen entspringt das Ligamentum coraco-claviculare von ihm. Das starke Schlüsselbein soll nach Parker und Leche durch ein Epicoracoid mit dem Brustkorb sich verbinden. Dies Epicoracoid soll sich, ähnlich wie bei Pteropus, zwischen der 1. Rippe und dem Manubrium sterni einfügen. Mit seinem Vorderrand verbindet sich die Clavicula durch ein langes „Kapselband" ohne innere Skeletteile. Es kann daher wohl kaum als „Episternum" gedeutet werden, wie Leche will. Ebensowenig wie obiges Skeletstück als „Epicoracoid". Richtiger sieht Winge hierin ein verknöchertes Stück des Knorpels der 1. Rippe, mit dem das Schlüsselbein sich verbindet.

Im Carpus sind Scaphoid und Lunatum verschmolzen, ein freies Centrale fehlt. Der Daumen ist beweglich, aber nicht opponierbar und weit kürzer als die übrigen Finger. Von diesen ist der V. der stärkste und längste, darauf folgt der IV. Dieses von der Hand der Chiroptera durchaus abweichende Verhalten steht wohl in Beziehung zur Aufgabe des V. Fingers, die Flughaut zu tragen. Die Finger sind in bedeutender Weise spreizbar, wodurch die Haut zwischen ihnen gespannt wird. Alle Finger haben starke Krallen, ebenso wie an den Zehen, die den Tieren beim Klettern helfen.

Am Becken ist die Schambeinfuge kurz und entsteht durch Berührung der Schambeine. An der Bildung der Gelenkpfanne beteiligt sich das Os acetabuli (I, S. 141, Fig. 107). Das Femur hat einen kleinen Trochanter tertius. Die Fibula ist vollständig, aber zurückgebildet und außer Artikulation mit dem Calcaneus. Auf ihm und dem Talus rotieren Cuboid und Scaphoid ausgiebig nach einwärts und damit die Fußsohle in gleicher Richtung. Auch im Fuß ist die I. Zehe nicht opponierbar, aber weit abduzierbar, ebenso wie die übrigen Zehen, die in Größe wenig verschieden sind, doch ist auch hier die V. die längste. Die Flughaut dehnt sich zwischen den Zehen bis zu den Krallen aus. Letztere sind ebenfalls auffallend stark und befähigen das Tier zu seiner Gepflogenheit, in der Ruhe sich an Händen und Füßen aufzuhängen.

Leche, dem Monographen von Galeopithecus, verdanken wir eine genaue Darstellung der Muskulatur, die weitere kritische Sichtung durch Winge erfuhr. Uns interessiert hier die Muskulatur der Flatterhaut, die zunächst eine Differenzierung der Hautmuskulatur ist. Daneben aber spaltet der Musc. latissimus dorsi einen M. dorso-brachialis ab, der wenigstens teilweise als Muskel des Plagiopatagium auftritt. Dies ist der Fall mit dem M. coraco-cutaneus, dessen divergierende Fasern zum Rande des Plagiopatagium ziehen.

Im Gehirn ist die Ausdehnung der Großhirnhemisphären so gering, daß sie die Corpora quadrigemina unbedeckt lassen, daneben aber treten auf ihrer dorsalen Fläche zwei Längsfurchen auf und eine quere „Kreuzfurche" [Leche], die zur großen Incisur zieht. Eine vordere und hintere Fissura rhinalis begrenzt jederseits den großen Lobus olfactorius, dessen Bulbi, ausgiebiger als bei Insectivora, durch die Hemisphären überlagert werden. Diesem makrosmatischen Gehirn entspricht eine große Fossa olfactoria in der Schädelhöhle, der Kürze der Hemisphären aber ein fast vertikales Tentorium cerebelli.

Auch das periphere Geruchsorgan ist ein makrosmatisches. Es zeigt nach Paulli den Typus der Insectivora, indem das außerordentlich große Ethmoid in der oberen und seitlichen Wand der Nasenkapsel 4 Endoturbinalia entwickelt, die aber, im Gegensatz zu den Insectivora, statt mit 5, mit 6 Riechwülsten versehen sind, indem nicht nur das 2., sondern auch das 4. Endoturbinale sich spaltet. Es finden sich 3 Ectoturbinalia. Das Maxilloturbinale wird beinahe vollständig vom Nasoturbinale und dem sehr langen und hohen zweiten Riechwulst überlagert. Oberhalb des Maxilloturbinale führt eine Öffnung in eine pneumatische Höhle des Oberkiefers und des Lacrymale.

Bezüglich des Gehörorgans wurde bereits die Bildung des knöchernen äußeren Gehörgangs seitens des Tympanicum hervorgehoben. An ihn schließt sich ein gutentwickeltes Ohr an. Den Hammer vergleicht Doran mit dem der Macroscelididae, den Incus aber mit dem von Tupaia. Beide demnach mit derjenigen Abteilung der Insectivora, die auch in anderer Hinsicht, wenn auch entferntere Beziehungen zu Galeopithecus verrät.

Das Gebiß ist reich an Eigentümlichkeiten. Es ist heterodont, diphyodont und hat im Milchgebiß dieselbe Anzahl Zähne wie im Ersatzgebiß, das erst spät auftritt. Über die Deutung seiner 34 Zähne gehen die Ansichten auseinander. Der letzte Bearbeiter: Dependorf, schreibt die Zahnformel $\frac{I_1\ I_2 - - P_{2-4}\ M_{1-3}}{-I_2\ I_3\ C\ P_{2-4}\ M_{1-3}}$. Er meint, daß $I_{\frac{1}{1}}$ zwar zur Anlage, aber nicht zur Ausbildung kommt. Auch meint er annehmen zu müssen, daß der 2. Zahn der oberen Reihe I_2 sei und nicht C, der verschwand. Im Hinblick darauf, daß trotz der Verbreiterung des Zwischenkiefers, dessen Bezahnung Rückbildung erfuhr und sein medialer Teil zahnlos ist, ist vielleicht eine andere Deutung zulässig, die Winge zu der Formel führt: $\frac{-2\,3.\,1.\,3\,4\,5\,6\,7}{1\,2\,3.\,1.\,3\,4\,5\,6\,7}$, also gleich $I\,\frac{2}{3}\ C\,\frac{1}{1}\ P\,\frac{2}{2}\ M\,\frac{3}{3}$, wobei aber die Deutung der Canini und der vordersten P unsicher ist.

Fig. 94. Rechte Unterkieferhälfte von Galeopithecus temmincki von der Kaufläche aus gesehen.

Diese Unsicherheit liegt in der Lage und der Form namentlich der hinteren Incisivi und der Canini.

Die Molaren des Oberkiefers haben drei Außenspitzen und zwei Innenspitzen, an welche letztere sich eine Art einspitziger Talon anschließt. Diese Form hat ungefähr auch P 4. Der vorhergehende aber, der gleichfalls dreiwurzelig ist, hat eine schmale Krone mit zwei Hauptspitzen. Die daran vorangehenden Zähne, nach letzterer Auffassung also der Caninus und der laterale obere Incisivus, sind zweiwurzelig, schmal, mit dreieckiger Krone und medianer Spitze. Beide sind nach hinten verschoben und nehmen die Lage ein von Prämolaren. Der 1. Zahn aber (I_2 nach letzterer Deutung) hat nur eine Wurzel und eine Krone mit Andeutung kammförmiger niedriger Einschneidungen.

Gegenüber dem zahnlosen breiten Zwischenraum im Zwischenkiefer liegen im Unterkiefer $I_{\frac{1}{1}}$ und $I_{\frac{2}{2}}$ mit breiter, abgeflachter, geneigter Krone, die kammförmig ist durch 6—11 schmale parallele Spitzen. Diese sind, höchstens zu fünf, in I_3 niedriger und stumpfer. Auch der untere C hat seine Dolchform verloren, gleicht einem Prämolaren und hat 2 Wurzeln.

Diese fanden wir aber auch im oberen C und in I^3, vielleicht als Folge der Ausdehnung der Krone. Für die Backenzähne des Unterkiefers gilt das für die oberen Gesagte, nur sind, wie auch sonst bei multikuspidaten Zahnkronen, die drei ursprünglichsten Spitzen an der Innenseite, an der Außenseite dagegen nur zwei Spitzen. Alle Spitzen werden oben und unten stark abgenutzt.

Das Gebiß erscheint als ein Erbstück primitiver Insectivora, erfuhr aber bedeutende Umänderung in seinem vorderen Teil. Im Unterkiefer stehen die schaufelförmigen I fast horizontal und ihre Krone hat 7—11 Zinken. Derartige Stellung ist auch von den Incisivi anderer Säuger bekannt (Ruminantia, Macropodidae, Lemuroidea), auch die Zinkenbildung ist anderwärts hier und da angedeutet in der Bildung von Zacken auf der Krone der Incisivi. Die exzessive Ausbildung bei Galeopithecus aber, welche dieses Genus sofort charakterisiert, wird gewöhnlich in Verbindung mit der Nahrung gebracht, die stets herbivor ist, nach dem einen aber aus Blättern, nach dem anderen aus Früchten bestehen soll. Auch wird auf die Bedeutung dieser Kammzähne für die Reinigung des Pelzes hingewiesen.

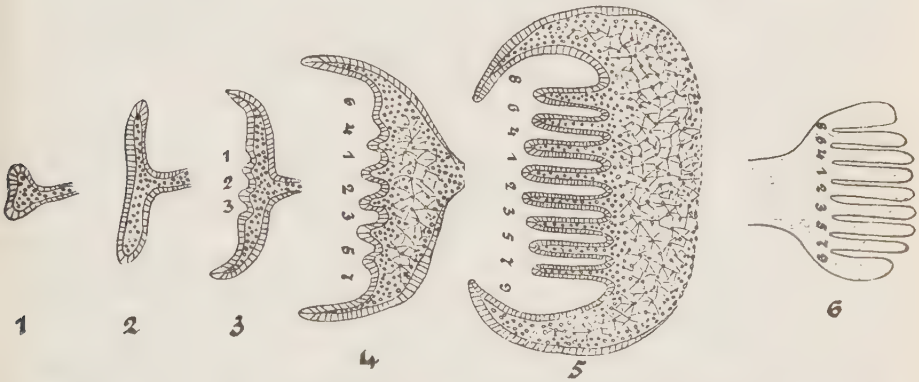


Fig. 95. Stufenweise Entwicklung eines kammförmigen, unteren Incisivus von Galeopithecus. Nach Dependorf. 1—5 das wachsende Schmelzorgan; die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge, in der die Zinken des definitiven Zahnes (6) auftreten.

Auffallend ist aber, daß die Backenzähne nicht unter dem Einfluß der herbivoren Diät gerieten und ihren ursprünglichen Insectivoren-Typus behielten, wobei die Anordnung der Spitzen noch die V-Form bewahrt hat.

Die Zunge ist ausgezeichnet durch ihre Länge, namentlich in ihrem freien Teil. Ihr Rücken hat konische verhornte Papillen und an der Wurzel 3 Papillae circumvallatae. Eine Unterzunge fehlt. Am breiten Gaumen sind die Gaumenleisten gut entwickelt. Der Magen ist einfach aber stark in die Quere verlängert. Die Länge des Darms übertrifft die des Körpers um das Fünf- bis Sechsfache; dabei ist der Dickdarm länger als der Dünndarm und seine Wand durch die Anordnung der Längsmuskulatur zu drei breiten Tänien in zahlreiche Haustra verteilt; entsprechend der Nahrung ist das Coecum lang und sehr umfangreich. Die verhältnismäßig große Leber ist in Lappen verteilt und hat eine Gallenblase.

Die Lungen sind ungeteilt; die rechte Lunge am dorsalen, die linke am ventralen Rande mit schwachem Einschnitt; die rechte Lunge ist wenig größer als die linke [Leche].

Die Testikel liegen konstant außerhalb der Bauchhöhle in einem gut ausgebildeten Scrotum mit vollständigem Septum; Glandulae vesiculares, prostatae und Cowpersche Drüsen sind vorhanden. Der kurze Penis hat eine scheinbar dreilappige Glans, indem sie jederseits einen Höcker aufweist, der aber keinen Schwellkörper enthält. Die Spitze der Glans ragt aus dem umfangreichen Praeputium hervor. Der Penis hat den Charakter eines kurzen Penis pendulus. Ein Penisknochen ist vorhanden. Wiederholt wurde beschrieben, letzthin noch durch Pocock (1926), daß der Anus in einer Tasche eingesenkt liegt, die sich in Form eines Dreieckes, mit der Spitze gegen die Schwanzwurzel gekehrt, zwischen dieser und dem Scrotum bzw. der Vulva ausdehnt. Die beiden Uteruskanäle des Uterus duplex treten in einen ausgeweiteten Abschnitt der Vagina. Da bereits in kurzem Abstand vom Uterusmunde die Urethra in dieselbe ausmündet, schließt sich an die kurze Vagina ein verhältnismäßig langer Urogenitalkanal an. Die Ovidukte umgeben fast kreisförmig die Ovarien und enden ihnen gegenüber mit einfachem, nur wenig gefranstem Ostium abdominale [Leche]. Neben der scheibenförmigen Placenta, die nur lose Verbindung mit der Uteruswand zu haben scheint, erhält sich lange Zeit ein Dottersack mit eigener Vaskularisation [Hubrecht]. Nur ein Junges wird in vollkommenem Zustand geboren und bleibt lange an der Zitze hängen.

Diagnose. Die Dermoptera sind herbivore, kletternde, unguikulate Tiere mit ausgedehnter Flughaut, die als Fallschirm wirkt; mit heterodontem, diphyodontem Gebiß mit $I\frac{2}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{2}{2}\ M\frac{3}{3}$, mit unsicherer Deutung der zweiwurzeligen C. Untere I niederliegend, schaufelförmig, mit vielzinkiger, kammförmiger Krone. Molares multikuspidat, anfänglich scharfspitzig. Orbita mit fast vollständigem Orbitalring. Tympanicum mit Bulla und Meatus auditivus externus osseus. Ulna und Fibula teilweise rückgebildet; Carpus mit Scapho-lunatum. Hand und Fuß pentadaktyl, der V. Finger stark verlängert. Makrosmatisch; Großhirnhemisphären kurz, sparsam gefurcht. Magen einfach, Coecum groß. Testikel bleibend skrotal. Penis pendulus. Uterus duplex. Allantogene Placenta diskoidal, Dottersack lange persistierend. Zwei Paar pektoraler Zitzen. Ein Junges in einem Wurf.

Geographische Verbreitung. Galeopithecus (Galeopterus) temmincki Waterh. verbreitet sich von Süd-China, Siam und Burma durch die malayische Halbinsel über Borneo, Sumatra und Java und den dazwischenliegenden Inseln. Auf den Philippinen lebt Galeopithecus volans (L.) (philippinensis Waterh.)

Taxonomie.

Neuerdings ist das altbekannte Genus Galeopithecus Pallas, mit den Merkmalen der Ordnung, in zwei Genera aufgelöst. Es behielt den Namen Galeopithecus für die von Linné als *Cynocephalus volans* beschriebene Art von den Philippinen; bekannter ist ihr Synonym *G. philippinensis* Waterh. Hiervon unterscheidet sich durch schmäleren Schädel, größere obere Incisivi, weniger Zinken an den unteren Schneidezähnen,

kleinere Ohren *G. temmincki* Waterh.; ein Tier von ungefähr 40 cm Kopf-, Rumpf- und 23 cm Schwanzlänge. Es hat, wie oben angedeutet, eine weite Verbreitung und wurde dementsprechend in verschiedene Unterarten zerlegt und zum Genus Galeopterus Thomas erhoben. Wir haben uns in unserer obigen Beschreibung des Baues dieser Ordnung mit der Anwendung des Namens Galeopithecus begnügt.

Vorgeschichte.

In der Frage nach der Genealogie von Galeopithecus fehlen uns zur Zeit fossile Urkunden, die darüber Licht verbreiten könnten. Allerdings hat Matthew (1918) aus dem unteren Eocän von Nord-Amerika, nach Bruchstücken von Ober- und Unterkiefer, das Geschlecht + *Plagiomene* beschrieben, dessen Backenzähne ihn so sehr an die von Galeopithecus erinnern, daß er darin ein genügendes Zeugnis für eine „provisorische phyletische Verwandtschaft" sieht, obwohl nicht "for a positive ordinal reference". Aber auch dieser vorsichtigen Auslassung ist Winge, wie mir scheint, nicht ohne Grund entgegengetreten.

Damit sind wir angewiesen auf Vermutungen, wie sie uns der Bau des Tieres an die Hand gibt. Solange diese Kenntnis gering war, mußte Galeopithecus bald unter den Chiroptera, bald unter den Lemuroidea einen Platz finden, bis Peters auf den etwas näheren Zusammenhang mit den Insectivora hinwies. Unter diesen findet er seitdem meist Aufnahme. Man gab ihm den Rang der Unterordnung: Dermoptera. Offenbar befriedigte dies aber kaum die neueren Autoren, die den entfernten Zusammenhang mit den Insectivora fühlten und meist zögernd aussprachen, daß die Erhebung zu einer selbständigen Ordnung wohl richtiger wäre, wenn nicht die Zahl der Repräsentanten so klein wäre. Dies darf uns aber nicht abhalten, ebensowenig wie bei den Pholidota, Tubulidentata, Monotremata, Hyracoidea usw., durch den klassifikatorischen Wert der Ordnung die Sonderstellung zum Ausdruck zu bringen, die ein Tier in der recenten Tierwelt einnimmt, von dem wir zur Zeit keine fossilen Verwandten kennen, die es mit anderen Ordnungen innig verbinden. Teilen wir Galeopithecus den Insectivora oder den Lemuroidea zu, von Chiroptera ganz zu schweigen, so sagen wir mehr, als wozu wir derzeit Recht haben.

Die genauen Untersuchungen, namentlich von Leche und Winge, weisen auf einen Ursprung von entlegenen Insectivora hin und vielleicht noch am ehesten auf den Zweig, aus dem die Macroscelididae und Tupaiidae entstanden. Auffallende Umformung erlitt Galeopithecus einmal durch Annahme der herbivoren Diät, die auf den vorderen Teil des Gebisses und auf den Darmkanal einwirkte, dann auch durch Ausbildung des Patagium, das dieses Klettertier zu weiten Sprüngen befähigt. Diese Ausbildung geschah aber in ganz eigener Art. Will man sie als ein Durchgangsstadium ansehen, das die Flughaut der Chiroptera durchmachte, so darf man nicht übersehen, daß bei diesen zwar exzessive Verlängerung der Finger, übrigens aber funktioneller Rückgang derselben eingetreten ist. Letzterer äußerte sich nicht allein in einer Schwächung der Finger, namentlich in ihrem phalangealen Teil, sondern auch im Rückgang der Krallen: für Klettertiere so eminent wichtige Organe, die gerade bei Galeopithecus äußerst kräftig und scharf gekrümmt sind. Hätte ferner Galeopithecus seine Flughaut zu Flügeln entwickeln können, so wären, wenn

man darüber spekulieren will, daraus wohl keine Fledermaus-Flügel entstanden. Die auffällige Länge des V. Fingers weist darauf hin, daß bei weiterer Zunahme der Hand eher ein Flügel entstanden wäre nach dem Typus eines Pterodactylus, bei dem der radiale Finger exzessiv verlängert war und die zwischen ihm und der Hinterextremität sich erstreckende Flughaut spannte, während die übrigen Finger starke Krallen trugen.

Solche Spekulation kann uns aber höchstens lehren, daß Galeopithecus nicht den Chiroptera angehört und daß seine entfernte Verwandtschaft mit diesen auch nur darin liegt, daß beide aus primitiven insectivoren Tieren ihren Ursprung nahmen. Zweifelhaft ist es aber, ob dies aus solchen direkten Vorfahren geschah, aus denen auch die Chiroptera hervorgingen. Uns will es wahrscheinlicher erscheinen, daß letztere primitiveren Formen ihren Ursprung verdanken, als die direkten Vorfahren von Galeopithecus waren, die engeren Zusammenhang mit den Tupaiidae müssen gehabt haben.

VI. Ordnung: + Tillodontia.

Eine nur aus dem Unter- und Mitteleocän von Nord-Amerika bekannte Gruppe ausgestorbener archaischer Monodelphia, deren wenig zahlreiche Vertreter bis Bärengröße erreichten. Besonderes Interesse knüpft an sie die Hypothese Copes, daß sie des Baues der Incisivi wegen als Vorfahren der Rodentia zu betrachten seien. Als er diese Ansicht äußerte,

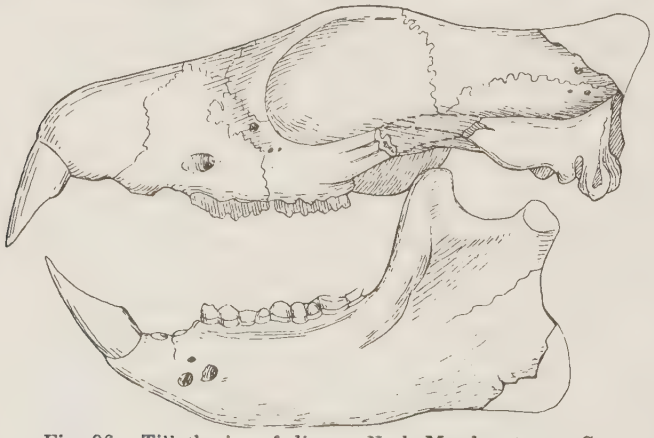


Fig. 96. Tillotherium fodiens. Nach Marsh. ¼ nat. Gr.

handelte es sich um einen schlecht umschriebenen Komplex fossiler Genera. Wortman brachte hierin zuerst Klarheit, indem er eine Anzahl Genera heraushob und als + Ganodonta vereinigte. Wir werden dieser Familie später bei den Edentata begegnen.

Es bleiben danach die drei Genera + *Esthonyx* Cope, + *Anchippodus* Leidy und + *Tillotherium* Marsh übrig, die füglich mit Marshs Namen Tillodontia belegt werden können. Sie bilden ein eng geschlossenes Phylum, in welchem die drei genannten Geschlechter drei progressive Stufen bilden bezüglich des Gebisses. Das Skelet ist derzeit nur von + Tillotherium bekannt.

+*Esthonyx* aus dem Untereocän [Wasatch] hat $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ Wurzelzähne. Unten ist $I\frac{3}{3}$ im Begriffe, zu verschwinden, $I\frac{1}{1}$ ist erheblich reduziert, $I\frac{2}{2}$ aber sehr vergrößert, nur vorn mit langem Schmelzband. Die Hinterfläche ist, abgesehen von einem schmalen Bande, übrigens ohne Schmelz. Ähnlich verhält sich oben $I\frac{2}{2}$; $I\frac{3}{3}$ ist weit kleiner, $I\frac{1}{1}$ geschwunden.

Das Wenige, was von +*Anchippodus* aus der nächst höheren Schicht des Eocän bekannt ist, zeigt, daß $I\frac{1}{1}$ stärker reduziert ist. Ein Schritt weiter führt uns zu +*Tillotherium* aus dem Mitteleocän [Bridger]. Infolge Schwundes von $I\frac{1}{1}$ lautet die Zahnformel $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{2}$ $M\frac{3}{3}$. Ein Paar oberer und unterer I wächst von persistenter Pulpa aus und ist nur vorn mit Schmelz bedeckt. C sehr klein.

Von dem Genus weiß man weiter, daß der Schädel (Fig. 96) langgestreckt und niedrig ist mit kleiner Gehirnhöhle. Die Orbita ist in weitester Verbindung mit der Temporalgrube. Sagittalkamm vorhanden. Frontale und Lacrymale groß; letzteres mit ausgedehntem facialen Teil und marginalem Foramen lacrymale; auch das Intermaxillare ausgedehnt, entsprechend den großen Incisivi. Es erstreckt sich zwischen Maxillare und dem langen Nasale bis in die Nähe der Frontalia. Jochbogen ausgedehnt, aber schlank. Processus posttympanicus und paroccipitalis vereinigt. Tympanicum klein. Gelenkgrube für den Unterkiefer mit Processus postglenoideus; sie ist weit zur Aufnahme des breiten, konvexen Gelenkkopfes des Unterkiefers.

Beachtet man ferner, daß die Krone der Backenzähne brachydont, schmelzbedeckt, oben trituberkular, unten tuberkulo-sektorial ist, daß die Tiere ein Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius, ein freies Centrale carpi, getrennte Tibia und Fibula, getrenntes Scaphoid und Lunatum, einen proximal schwach gefurchten Talus hatten, daß sie unguikulat und vermutlich plantigrad waren, so liegen eben Charaktere eocäner Säuger vor, die, um mit Gregory zu sprechen, in der Richtung des Stammes der Insectivora-Creodonta lagen, mit Anklängen an die +Protungulata. Wir sind aber über ihre Vorgeschichte ebensowenig wie über das, was aus ihnen wurde, unterrichtet. Nach dem Mitteleocän sind sie nach unserer derzeitigen Kenntnis plötzlich geschwunden.

In der ersten Auflage habe ich ihren Zusammenhang mit den Rodentia als einen sehr problematischen bezeichnet; höchstens könnten sie zur Zeit ein Bild geben, in welcher Weise die Reduktion des Nagergebisses geschah. Seitdem hat Gregory (1910) überzeugend dargelegt, daß sie keinen einzigen Charakter besitzen, der ausgesprochen den Rodentia eigen ist, mit Ausnahme der Umbildung der vergrößerten Incisivi und der entsprechenden Rückbildung der übrigen I und der C. Er weist aber darauf, daß eine progressive Hypertrophie der vorderen, unteren I wiederholt als Resultat insectivorer Diät auftritt: bei Caenolestes, Distaechurus, Erinaceus, Solenodon, Chiromys usw. Auch deutet der transversale Condylus des Unterkiefers, im Gegensatz zum longitudinalen der Rodentia, ferner die Begrenzung der Gelenkgrube desselben durch Proc. postglenoideus und die dadurch beschränkte Gleitbewegung des Unterkiefers nach hinten, auf einen anderen Gebrauch der „Nagezähne" als bei den Rodentia. Wir können demnach die Tillodontia nicht in Beziehung zu den Rodentia bringen und müssen ihnen einen Platz in der Nähe der Insectivora anweisen.

Überordnung: Edentata.

Es ist gebräuchlich, unter dem Namen Edentata eine Anzahl Tiere zusammenzufassen, deren tiefgehende Unterschiede mit zunehmender Kenntnis ihres Baues stets deutlicher wurden.

Linné stellte für dieselben eine Abteilung der *Bruta* auf. Da er aber in derselben mit Manis, Dasypus, Bradypus und Myrmecophaga Tiere vereinigte wie Rhinoceros, Elephas, Trichechus (Manatus), die nach unserer heutigen Auffassung außer jeder Beziehung zu ersteren stehen, so läßt sich die Linnésche Abteilung auch in anderer und engerer Begrenzung nicht mehr aufrecht erhalten. An ihre Stelle tritt denn auch heutzutage in der Regel der Name Edentata, worunter man seit G. Cuvier die Manidae, Orycteropodidae, Bradypodidae, Dasypodidae und Myrmecophagidae verstand. Nur die Monotremen hat man aus dieser sechsten Ordnung Cuviers entfernt, die bei ihm die letzte Ordnung der Unguikulaten bildet.

Fragt man nach den gemeinsamen Merkmalen dieser Edentata, so läßt sich auch mit dem besten Willen nur sagen, daß es unguikulate, monodelphe Säuger sind, mit für den Landaufenthalt gebauten Extremitäten. Die Zähne — falls sie überhaupt entwickelt sind — entbehren des Schmelzes, obwohl ein Schmelzorgan auftreten kann; sie sind meist wurzellos, in der Regel monophyodont, gewöhnlich auch homodont. Von Incisivi fehlen wenigstens die mittleren oberen. Es handelt sich also um vielfältige Reduktion und Umbildung des Gebisses in regressivem, aber so verschiedenem Sinne, daß sich demselben kein Ordnungsmerkmal positiver Art entnehmen läßt. Dasselbe gilt für andere Organsysteme. Weder das Skelet noch die Eingeweide, noch die Placenta, noch die Art der Hautbedeckung weist Merkmale auf, die für alle Edentata zutreffen. Bereits oberflächliche Untersuchung lehrt daher, daß es jedenfalls eine polymorphe Ordnung ist, deren Mitglieder in verschiedene natürliche Gruppen sich zerlegen lassen, wie dies A. Milne-Edwards (1872) und W. Flower (1882) darlegten. Ich schlug dann vor (1891) bei einer natürlichen Gruppierung in Squamata (Manidae), Tubulidentata (Orycteropodidae) und Xenarthra (Bradypodidae, Myrmecophagidae und Dasypodidae) diesen Gruppen den Wert von Ordnungen zuzuerkennen. Dieser Ansicht schloß sich G. Elliot Smith, der Erforscher des Gehirns der Edentata, an. Wollte man diesen Schritt nicht wagen und an der alten Ordnung der Edentata festhalten, so hätte man zweifellos den neuweltlichen Xenarthra eine ganz besondere Stelle anzuweisen, gegenüber den beiden anderen altweltlichen, die jedenfalls etwas enger zusammengehören, auch zoogeographisch, und dementsprechend sich entfernen von den innig blutsverwandten Familien der Xenarthra. Dies ließe sich wiedergeben durch folgende Tabelle, wobei es nur ratsam wäre, den früher von mir gebrauchten Namen Squamata in Pholidota zu verändern, um Verwechselung mit Reptilien aus dem Wege zu gehen.

(Siehe tabellarische Übersicht S. 171.)

Bereits P. Gervais wünschte (1855) den Edentata statt des Ranges einer Ordnung den einer „Sub-classe“ zuzuerkennen. Diesen Gedanken hat O. Thomas (1887) weiter ausgeführt, indem er vorschlug, die Edentata als *Paratheria* von den Eutheria ganz zu entfernen, um ihre selbständige, seitliche Stellung neben diesen und neben den übrigen Säugetieren überhaupt evident zu machen. Thomas stützte sich dabei auf wertvolle eigene Angaben über das Gebiß, die aber kaum zu diesem Schritt nötigen, ferner

Die Artikulation der letzten Brustwirbel und der Lendenwirbel ist normal (nomarthral). *Nomarthra Gill.*	Ohne Zähne; mit Hornschuppen.	*Pholidota I*
	Mit heterodontem Gebiß und Haarkleid.	*Tubulidentata II*
Neben der gewöhnlichen Gelenkung der letzten Brustwirbel und der Lendenwirbel tritt eine anomale (xenarthrale) durch accessorische Gelenkfortsätze auf. *Xenarthra Gill.*	Gebiß, wenn vorhanden, homodont oder heterodont. Ein Haarkleid; zuweilen daneben Hautverknöcherungen.	*Xenarthra III* — Ohne Zähne, Zunge wurmförmig, Schwanz lang. Insectivor. *Myrmecophagidae* 1.
		$\frac{5}{4}$ Zähne, Zunge gewöhnlich, Schwanz rudimentär. Phyllophag. *Bradypodidae* 2.
		Wenigstens $\frac{1}{7}$ Zähne, Zunge gewöhnlich. Schwanz meist lang. Dermales Hautskelet und Hornschuppen. *Dasypodidae* 3.

auf Angaben W. K. Parkers, deren teilweise vollständige Haltlosigkeit ich später nachwies. Ganz unannehmbar ist F. Ameghinos Auffassung, der die Edentata (Bruta) mit den Monotremen und Cetaceen als *Homalodonta* vereinigt und allen übrigen Säugern, die er *Heterodonta* nennt, gegenüberstellt.

Er bringt hierdurch höchstens, ähnlich wie O. Thomas, die besondere Stellung der „Edentata" ins volle Licht. Beide verdunkeln aber hierdurch, daß die Edentata selbst durchaus keine Einheit bilden. Weder ihr Bau, noch ihre Verbreitung, noch auch die Paläontologie redet einer solchen das Wort. Im Gegenteil: die neueren paläontologischen Funde in Süd-Amerika legen stets deutlicher den genetischen Zusammenhang der Abteilungen der Xenarthra dar, gleichzeitig aber ihre vermutliche Entstehung in Süd-Amerika, und zwar in weit entlegener Zeit. Es fehlt aber jeder Fingerzeig, der diese Vorfahren in nähere Beziehung brächte zu den Pholidota und Tubulidentata. Letzteres tun ebensowenig die †*Ganodonta*, in denen Wortman die Vorfahren der Xenarthra erblickt (s. unten bei Xenarthra).

So kommt es mir richtiger vor, die Pholidota, Tubulidentata und Xenarthra zu selbständigen Ordnungen der Monodelphia zu erheben.

Scheinbar eine systematische Pedanterie, liegt ihr die Überlegung zugrunde, daß Zusammenfassung derselben zur Ordnung der Edentata den Schein erweckt, als ob sie blutsverwandt seien und als ob wir etwas wüßten, das uns zu dieser Zusammenfassung berechtigt.

Der Einwand, daß dann die Tubulidentata und Pholidota je nur ein Genus umfassen, ist irrelevant, solange nicht ein numerisches Moment, sondern Verwandtschaftsgrade unser Systematisieren leiten. Übrigens gälte dieser Einwand auch für den ordinalen Rang der Hyracoidea, Proboscidea und Galeopithecidae und sogar für die höhere Abteilung der Monotremata.

Vorstehende Darlegung wurde vor 25 Jahren geschrieben. Die Fortschritte unserer Kenntnis — so bedauerlich dies auch ist — nötigen nur zur Änderung in einem Punkte, allerdings einem schwerwiegenden. Abgesehen von den Xenarthra erfuhr unser paläontologisches Wissen nur Förderung

durch die Kenntnisnahme der Ordnung der eocänen + *Palaeanodonta* von Matthew. Unsere Kenntnis von der Organisation von Orycteropus und Manis nahm zwar zu, namentlich was das Gebiß anlangt, gab uns aber nicht den Schlüssel zu deren Vorgeschichte. Wohl aber sind vereinzelte Tatsachen aufgedeckt, z. B. in der Muskulatur, die im gemeinschaftlichen Besitz des M. rectus thoracis lateralis, des femoralen Kopfes des Biceps cruris, des doppelten Tibialis posticus nach Windle und Parsons auf verwandtschaftliche Beziehungen unserer drei Ordnungen hinweisen. Dahin könnte man auch rechnen die Eigenschaft, das Schmelzorgan früh zu verlieren, desgleichen ein funktionelles Milchgebiß. Ferner die Eigenschaft, die Reduktionserscheinungen auch auf das bleibende Gebiß auszudehnen, entweder so, daß es nicht mehr zur Ausbildung kommt oder nur in meist verringerter Zahl seiner Komponenten, welche dann einen in Hauptsache homodonten Charakter tragen, aber in ihrer Struktur verändert sind zu mehr oder weniger säulenförmigen wurzellosen Zähnen mit beständigem Wuchs; endlich die Fähigkeit, Dentin von verschiedener Härte sowie Vasodentin zu bilden, um schließlich zu den einzig dastehenden Zähnen der Tubulidentata zu führen. Mit diesem jedenfalls vereinfachten Gebiß kombiniert sich eine Vielheit der Nahrungsweise. Ursprünglich insectivor, spezialisiert sie sich auf der einen Seite zur Myrmekophagie; andererseits wird sie omnivor und entwickelt sich abermals auf der einen Seite zur Carnivorie, auf der anderen zur Herbivorie; letztere wieder ging entweder auf ausgegrabene Pflanzenwurzeln aus oder wurde reine Phyllophagie. Dem entspricht, daß diese Tiere entweder terrestre Gräber sind oder aber semiarboricol oder arboricol.

Aus vorstehendem geht zur Genüge hervor, daß die drei Ordnungen der Tubulidentata, Pholidota und Xenarthra, wenn wir sie in herkömmlicher Weise als Edentata vereinigen wollten, den Inhalt dieser höheren Gruppe zu einem sehr polymorphen machen würde. Nun gilt ähnliches auch für die Insectivora, Ungulata und Primates. Unter diesen Gruppennamen vereinigt man ebenfalls gut umschriebene, selbständige Ordnungen oder Unterordnungen. So könnte man der Ansicht zuneigen, daß ähnliches Verfahren auch hinsichtlich der drei als Edentata zusammengefaßten Ordnungen gestattet sei. Bei den Insectivora, Ungulata und Primates handelt es sich aber jedesmal um eine genealogische Gruppe; insofern als die Ordnungen oder Unterordnungen, die in ihr vereinigt sind, nach unserem heutigen Wissen blutsverwandtschaftlich zusammenhängen.

Für die Edentata ist aber eine solche Voraussetzung im Lichte der neueren Forschung nicht mehr zulässig. Diese zwingt uns vielmehr, die Tubulidentata aus dem Verbande der Edentata zu lösen und ihnen taxonomisch einen Platz in nächster Nähe der Ungulata anzuweisen, um damit anzudeuten, daß sie wahrscheinlich aus der Stammesgruppe derselben, aus den + Protungulata (+ Condylarthra) ihren Ursprung nahmen. Dies soll bei Behandlung der Tubulidentata des näheren dargelegt werden.

Daraus folgt nicht, daß wir den altehrwürdigen Namen der Edentata fallen zu lassen brauchen. Nur sein Inhalt wird weniger umfangreich. Trotz aller Verschiedenheit möchten wir die Pholidota und Xenarthra darin belassen. Es wird unsere Aufgabe sein, beider, wenn auch weit entfernten, genealogischen Zusammenhang darzulegen. Die Verschiedenheit ihrer heutigen Vertreter ist aber eine so weitgehende, daß wir ihnen den

Rang von selbständigen Ordnungen zuerkennen müssen, woraus dann olgt, daß die Gruppe der Edentata als Überordnung zu bewerten sei.

Die Überordnung umfaßt demnach unguikulate, meist plantigrade Tiere von primitivem Bau, der sich in einer Anzahl Merkmalen kundgibt, wie sie niederen Säugern allgemeiner zukommen und damit wenig Charakterisierendes an die Hand geben. Neben zahlreichen Anpassungen an Lebensweise und Nahrung sind sie ausgezeichnet durch ihren eigentümlichen Bau der Hautdecke, der sich auf alterérbter Grundlage entwickelte; ferner durch Reduktionen im Gebiß, die zu dessen totalem Schwunde führen können, jedenfalls aber zu schmelzlosen Zähnen, die, mit einer zweifelhaften Ausnahme, auch im Milchgebiß stets im Intermaxillare fehlen. Sie zeigen verwandtschaftliche Züge im eigentümlichen Bau des Pterygoid, in einzelnen Muskeln (s. oben), worunter der unter Säugern einzige Besitz des Musc. pterygo-tympanicus. Das primitiv gebaute Gehirn ist makrosmatisch, ebenso wie das periphere Geruchsorgan mit wenigstens sieben Riechwülsten auf den Endoturbinalia. Die Testes liegen inguinal oder abdominal.

Im übrigen gehen die recenten Pholidota und Xenarthra weit auseinander und ihr genealogischer Zusammenhang, wenn er überhaupt bestand, kann höchstens aus alttertiärer Zeit datieren.

VII. Ordnung: Pholidota.

(Manidae oder Effodientia Auct.)

Unter sämtlichen Säugetieren zeichnen sich die wenigen Vertreter dieser Ordnung, durch ihre Hautbedeckung aus. Große Hornschuppen, bald kurz dreieckig, bald mehr rhombisch, bald langgestreckt und dreispitzig von Form, braun oder gelblich von Farbe, bedecken in dachziegelförmigen Reihen, mit Ausnahme von Bauch, Kehle und Innenfläche der Extremitäten, den Körper. Diese Hartgebilde trugen den Tieren den Namen Schuppentiere, Squamata, Pholidota ein. Sie sind ein Produkt der Epidermis, insofern letztere bilateral-symmetrische, schwanzwärts umgelegte, dorso-ventral abgeflachte Lederhautpapillen überzieht. Der Größe dieser Papillen entspricht das Maß der Hornschuppen, welche die Epidermis durch Verhornung auf der Oberfläche der Papillen entstehen läßt (I, S. 7).

Die wiederholt ausgesprochene Ansicht, daß die Hornschuppen zementierte Haare seien, entbehrt selbst jeden Scheingrundes. Die Schuppen sind — abgesehen von histologischen Verschiedenheiten, die ihre natürliche Begründung in der Verschiedenheit beider Tiergruppen finden — durchaus mit den Reptilienschuppen zu vergleichen. Die Zahl der Schuppen schwankt für jede Art, aber innerhalb so enger Grenzen, daß sie systematische Merkmale liefert. Auch nimmt die beim Embryo angelegte Zahl der Schuppen nicht zu bei der Größenzunahme des Tieres, somit nur die Größe der einzelnen Schuppe. Auf diese Schuppen werden wir bei den Xenarthra zurückkommen.

Das Haarkleid hat sich nur an den schuppenfreien Teilen des Körpers als unregelmäßig verbreitete Haare erhalten. Im Gebiet der Schuppen erlitt es Reduktion, indem höchstens 1 bis 4 borstenartige Haare, ohne Mark, am Außenrande der Unterfläche jeder Schuppenwurzel, somit hinter jeder Schuppe, stehen. Bei den asiatischen Arten erhalten sie sich zeit-

lebens, insofern sie nicht durch Abreiben oder sonstwie verloren gingen; bei den afrikanischen treten sie nur in der Jugend auf. Auffällig ist bei allen die späte Entwicklung der Haare, auch ist hervorzuheben, daß schwellkörperhaltige Haare mit perifollikulärem Blutsinus an der Schnauzenspitze auftreten. Diese und ihnen benachbarte schwellkörperlose, aber lange Haare zeichnen sich durch den Besitz kugeliger alveolärer Drüsen gegenüber den übrigen Körperhaaren aus. Den Follikeln der letzteren fehlen Drüsen durchaus, mit weiterer Ausnahme der Haare am After. In Verbindung mit diesen kommen große, alveoläre, perianale Drüsen zur Ausbildung. Deren Gesamtheit erhebt die Haut zu einer den After ringförmig umkreisenden Anschwellung. Außerdem treten echte Analsäcke, Analdrüsen auf, als Einstülpungen der zirkumanalen Haut, in denen, ohne Zutun von Haarfollikeln, alveoläre Drüsenmassen zur Ausbildung kommen. Als bohnenförmige Säcke umgreifen sie den Enddarm, vom

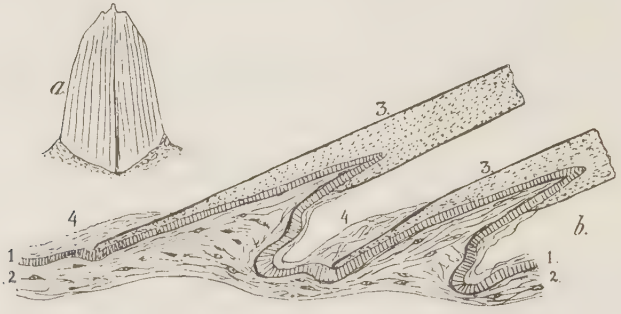


Fig. 97. Manis tricuspis. a Eine der Schuppen von der Dorsalfläche $^1/_1$. b Haut mit zwei Stümpfen von Schuppen im Längsschnitt. *1* Epidermis; *2* Corium; *3* Schuppe ½ mit abgeschnittener Spitze; *4* Verhorntes Epithel an deren Basis.

Sphincter ani externus umhüllt. Weitere Drüsen, selbst in den Augenlidern, fehlen durchaus.

Die in einem Paare auftretenden Milchdrüsen sind brustständig, jederseits mit einer achselständig gelegenen Zitze versehen. Auf der Spitze der Zitze liegt eine Öffnung, durch welche wenigstens drei Ausmündungsgänge ausmünden, nachdem sie sich kurz vor der Spitze vereinigt haben. Die Zitzenbildung schließt sich scheinbar am nächsten an die von Didelphys und den Muriden an. Anfänglich liegt die Zitzenpapille in einer tiefen Zitzentasche. Der tiefste Teil letzterer beteiligt sich dann am Aufbau der wachsenden Zitze, die außerhalb der Laktation von einer Zitzenscheide, dem Rest der Zitzentasche, umgeben wird und damit als eingezogene oder falsche Zitze im Sinne Gegenbaurs erscheint. Vermutlich verlängert sich in der Laktationsperiode die Zitze wohl durch Ausstülpung der Zitzenscheide. Ob es sich bei letzterer um eine Neubildung handelt, wie, nach Bresslau, bei Talpa und den Muriden, oder aber um ein altererbtes Homologon der Marsupialtaschen oder wahrscheinlicher um ein solches von Zitzentaschen, läßt sich ohne eingehende Untersuchung nicht feststellen.

Für die Form der unguikulaten Nagelbekleidung der Endphalangen ist wichtig, daß letztere tief gespalten sind, wie solches auch bei Perameles,

Chrysochloris und Talpa vorkommt und z. B. auch von + Creodonta bekannt ist. Dementsprechend hat die Kralle an der ventralen Fläche ihres distalen Endes eine vorspringende Leiste von Nagelsubstanz (I, Fig. 14, S. 21). Da es sich hier offenbar um eine primitive Einrichtung handelt, verdient hervorgehoben zu werden, daß mit Unrecht angegeben wird, daß sich gleiche Spaltung der Nagelphalangen bei Bradypodidae und Myrmecophagidae finde. Bei diesen findet nur eine Furchung der Nagelphalangen statt, keine Spaltung, was ganz andere Folgen hat für die Nagelbekleidung.

Am Schädel der Manidae macht sich eine oberflächliche Übereinstimmung mit dem Schädel der Myrmecophagidae bemerkbar. Sie hat, zusammen mit dem Fehlen der Zähne, eine bedeutende Rolle gespielt, beide Tierformen unter den Edentata unterzubringen. Ja man ist weiter gegangen und hat sie, auf die wurmförmige Zunge hin, zur Familie der Vermilinguia vereinigt. Man hat dabei übersehen, daß es sich um adaptive Übereinstimmung handelt infolge Verlustes des Gebisses und ähnlicher Funktion der verschiedenen Organe des Mundes zum Zwecke der Aufnahme

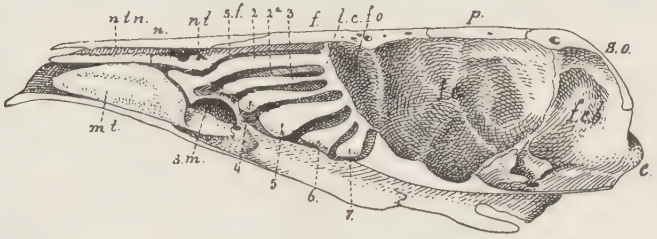


Fig. 98. Manis javanica; Schädel im Längsschnitt. *c* Condylus; *f* Frontale; *fc* Fossa cerebralis; *fcb* Fossa cerebellaris; *fo* Fossa olfactoria; *lc* Lamina ethmoidalis; *mt* Maxilloturbinale; *n* Nasale; *nt* Nasoturbinale; *ntn* maxillares Stück des Nasoturbinale; *p* Parietale; *sf* Eingang in den Sinus frontalis; *sm* dgl. in den Sinus maxillaris; *so* Supraoccipitale; *2*—*7* mediale Riechwülste.

der in beiden Fällen ausschließlich insectivoren Nahrung. Aber auch diese adaptive Übereinstimmung ist nur eine oberflächliche, ihrem Wesen nach folgt sie verschiedene Wege.

Im übrigen deckt näheres Zusehen zahlreiche wesentliche Verschiedenheiten am Schädel auf. Ihm fehlen infolge geringer Ausbildung der Kaumuskulatur Muskelkämme; daher seine glatte, gerundete Oberfläche. Es fehlt ferner jede Grenze zwischen Orbita und Temporalgrube. Beide zusammen bilden eine untiefe Grube, deren geringe Größe begreiflich wird durch die unbedeutende Entwicklung des Musculus temporalis und durch die Kleinheit des Auges. Auch fehlt ein Jochbogen, da die Jochfortsätze des Maxillare und Squamosum zu kurz sind, einander zu berühren und ein Jugale höchstens noch als Rest ersterem aufsitzt. Ein Lacrymale erhält sich nur ausnahmsweise; meist verschmilzt es mit dem Maxillare. Stets ist es undurchbohrt, und das Foramen lacrymale liegt zwischen Frontale und Palatinum. In dem Orbitosphenoid erscheint das Foramen opticum als selbständiges Loch. Der Canalis caroticus liegt wie bei der Mehrzahl der Monodelphia zwischen Basisphenoid, Alisphenoid und Petrosum. Das Interparietale fehlt. Die Intermaxillaria sind in Anbetracht, daß Zähne fehlen, nicht klein zu nennen, erreichen aber die Frontalia nicht, wohl aber haben sie einen Gaumenfortsatz zwischen den Gaumen-

platten der Maxillaria. Im Gegensatz zu den Myrmecophagidae vereinigen sich die Pterygoidea nicht in der Fläche des Gaumens, um diesen nach hinten zu verlängern. Er schließt mit den Palatina ab. Wohl aber dehnen sich die Pterygoidea jederseits als vertikale Platte bis hinter das Tympanicum aus. Dies hat die Gestalt eines stark verbreiterten Halbringes mit verschmälerten Enden, der nicht mit den umgebenden Knochen verwächst und, zu einer verschieden großen Bulla aufgebläht, die ventrale Wand der Paukenhöhle bildet. Letztere erfuhr wie bei Echidna und Myrmecophaga den Einfluß der Verlängerung des Gaumens. Dadurch wurde die Tuba auditiva nach hinten verlagert, auch das weite Ostium tympanicum tubae. Als solches funktioniert der Spalt zwischen dem medialen Rand des Tympanicum und dem Petrosum, der weiter ausgefüllt wird durch Bindegewebe und durch ein stark reduziertes Entotympanicum, das v. Kampen wenigstens bei einzelnen Arten noch antraf. Er betont die geringe Übereinstimmung mit den Xenarthra, weist aber auf die große Übereinstimmung mit dem Tympanohyale von Echidna und nennt das Hyoid opisthotrematisch. Hier sei aber nicht die auffallende Übereinstimmung mit den Xenarthra vergessen, die dadurch zustande kommt, daß bei Manis ein zweiköpfiger winziger Muskel vom Tympanicum und von obengenanntem Spalt entspringt und am Pterygoid sich ansetzt. Er kommt auch bei Xenarthra vor und wird dort besprochen. Lubosch nannte ihn M. pterygo-tympanicus. Das Tympanicum bildet keinen knöchernen, äußeren Gehörgang. Das Squamosum ist zu einem weiten, lufthaltigen Raum oberhalb der Trommelhöhle aufgetrieben. Ein sehr weites Foramen pneumaticum vor dem Petrosum gibt Zugang zu dieser Höhle. Davon geschieden, enthält das Squamosum einen zweiten, kleineren pneumatischen Raum, zu dem ein Loch hinter dem Processus zygomaticus, noch in dessen Basis gelegen, Zugang gibt.

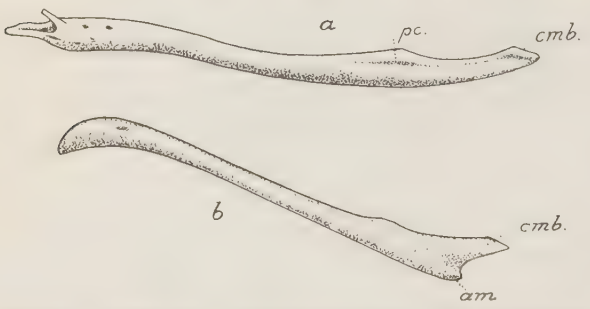


Fig. 99. Unterkiefer a von Manis javanica, b von Tamandua tetradactyla. *am* Angulus mandibulae; *cmb* Caput mandibulae; *pc* Processus coronoideus. Nach Schulman.

Die Schuppentiere sind makrosmatisch. Dem entspricht die ausgedehnte Fossa olfactoria des Schädelraumes (Fig. 98), die sich durch eine Knochenleiste, eine Art knöchernes Tentorium, auffallend abscheidet von der Fossa cerebralis, deren Wand die Eindrücke der Gehirnwindungen besonders deutlich zeigt. Dem entspricht auch das periphere Geruchsorgan. Dasselbe hat ein Nasoturbinale von solcher Länge, daß es das doppeltgewundene Maxilloturbinale überragt. Von den 7 medialen Riechwülsten ist der zweite sehr groß. Der Sinus maxillaris ist eine untiefe Grube, der Sinus sphenoidalis eine seichte Nische; vom Sinus frontalis endlich ist nur die Pars nasalis entwickelt. — Bereits W. K. Parker nennt die Fossa pituitaria „reptilienartig" weit. Auch ich finde, daß sie basalwärts auf-

fallend lange offen bleibt und daß ein bindegewebiger Strang aus der Submucosa des hinteren Nasenganges noch bei einem 9 cm langen Embryo auf dem Wege zu ihr die Basis cranii durchsetzt (vgl. Fig. 104).

An den gerade gestreckten, griffelförmigen Unterkieferhälften sind die Processus angularis und coronoideus selbst mehr als bei Echidna rückgebildet. Ihr Condylus liegt in gleicher Flucht und hat eine abgeflachte Gelenkfläche (Fig. 99).

Die Wirbel sind, namentlich auch was ihre gelenkige Verbindung angeht, im Gegensatz zu den Xenarthra, durchaus normal gebildet. Die Zahl der thoraco-lumbalen bewegt sich zwischen 14 + 5, 15 + 6 und 17 + 5, die der sakralen zwischen 3—5 [Flower]; die der Schwanzwirbel steigt bei Manis macrura bis auf 49 und ist damit die höchste unter Säugetieren (I. S. 115). Da ihre Zahl nicht unter 26 zu fallen scheint, spricht sich hierin ein primitiver Charakter aus. Sie tragen Hämapophysen.

Von hervorragendem Interesse ist der Bau des Sternum in seinem xiphisternalen Teil, der Anlaß gab, einen Vergleich mit den xiphisternalen Hörnern bei Reptilien, selbst mit deren abdominalen Rippen zu machen. Doch handelt es sich durchaus nicht um „Reptilienähnlichkeiten", sondern nur um Einrichtungen rein adaptiver Art in Verbindung mit der Fähigkeit, die lange, wurmförmige Zunge weit hervorzustrecken. Ähnliches ist bei Myrmecophaga erzielt, aber auf ganz anderem Wege, so daß selbst in diesem Punkte die sogenannten Vermilinguia so weit auseinandergehen, als es die gleiche anatomische Basis, auf welcher der adaptive Charakter sich aufbauen mußte, gestattet.

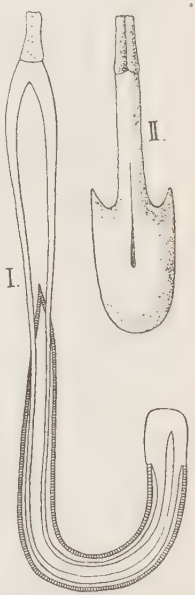


Fig. 100. Xiphisternum I von Manis tricuspis, II von Manis javanica.

Bei den asiatischen Manidae ist das Xiphisternum einfach verlängert, um in eine abgerundete, verbreiterte Knorpelplatte nach Art einer Schaufel, jederseits mit nach vorn gerichteter Zinke zu enden (Fig. 100, II). Auf sie breiten sich die Musculi sternoglossi, vom Sternum herkommend, aus und umhüllen sie. Bei den afrikanischen Arten sind daraus 2 lange, knorpelige, an ihrem Ende verschmolzene Stäbe geworden, die bei Manis tricuspis (Fig. 100, I) wieder 2 Knorpelstäbe entsenden, die rückläufig sich auch ihrerseits vereinigen. Dieser Apparat hat hier solche Länge, daß er außerhalb des Peritoneum längs der ventralen Bauchwand zum Becken zieht, hier sich umbiegt und längs der dorsalen Bauchwand bis zur Niere geht. Von ihm entspringen in komplizierter, durch Ehlers beschriebener Weise, die Musculi sternoglossi, die umscheidet werden durch eine Muskelmasse, in welche die Muskeln des Zungenapparates (M. mylohyoideus, geniohyoideus, genioglossus, sternothyreoideus und hypoglossus) eingegangen sind. Sie haben ihre Verbindung mit dem Zungenbein verloren infolge unverhältnismäßiger Verlängerung der Zunge, wodurch die Zungenscheide nach Art eines Blindsackes bis in die Brusthöhle eingestülpt ist, und die genannten Muskeln gleichsam vom Zungenbein abgelöst und nach hinten gedrängt wurden.

Die Clavicula fehlt, das Acromion ist klein, noch mehr der Processus coracoideus, wodurch jede Übereinstimmung mit dem Schulterblatt der Ameisenfresser wegfällt. Dem Humerus fehlt nur bei Manis Temmincki ein Foramen entepicondyloideum. In der fünffingerigen Hand sind, wie bei Monotremata, den meisten Insectivora, zahlreichen Rodentia und Carnivora, Scaphoid und Lunatum vollständig verwachsen. Ein Centrale carpi scheint stets zu fehlen. Die Carpalia haben eine seriale Anordnung. Von den 5 Fingern, die mit gespaltenen Nagelphalangen enden, zeichnen sich, wenigstens bei den nicht arboricolen Arten, der zweite bis vierte, namentlich aber der dritte durch bedeutendere Größe aus, so daß die Hand funktionell tridaktyl ist.

Der Pollex ist bei den arboricolen Arten M. tricuspis und longicaudata, welche letztere daher auch tetradactyla L. genannt wurden, im Ausmaß zurückgebildet, so daß er äußerlich nur durch die kleine Kralle kennbar ist. Ein radialer und tibialer Randknochen (Praepollex und Praehallux) ist vorhanden (Fig. 101).

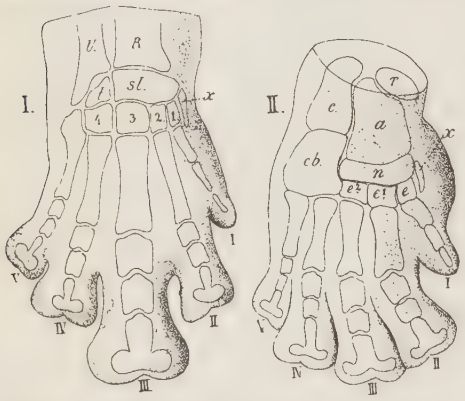


Fig. 101. I Hand, II Fuß von einem Embryo von Manis tricuspis von 7,6 cm Totallänge. I *R* Radius; *U* Ulna; *t* Triquetrum; *sl* Scapholunatum; *1, 2, 3, 4* die 4 distalen Carpalia. *I—V* die Finger mit verbreiterten Endphalangen; *x* radialer Randknochen. II *T* Tibia; *c* Calcaneus; *a* Talus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *e*, e^1, e^2 die 3 Cuneiformia; *x* tibialer Randknochen.

Übrigens sind die Manidae, mit Ausnahme von M. gigantea und Temmincki, gute Kletterer und fähig, sich aufzurollen. Bei den beiden arboricolen Arten, M. tricuspis und longicaudata, die sich am Schwanze aufhängen können, hat die Unterseite seiner Spitze eine nackte Stelle, die vielleicht als Tastorgan fungiert. Dies ist auch der Fall bei M. javanica, die ebenfalls ein ausgezeichneter Kletterer ist.

Im Becken fehlt, im Gegensatz zu den Xenarthra, eine Verbindung der Sitzbeinhöcker mit den Sakralwirbeln. Ein Trochanter tertius fehlt. Der fünfzehige Fuß ist durchaus plantigrad, hat aber in den beiden obengenannten arboricolen Arten ebenfalls den Hallux reduziert. Der Talus hat ein Foramen tali.

Im Gehirn (Fig. 102, 103), dessen Gewicht bei erwachsenen M. javanica ungefähr 0,3 % des Körpergewichtes ausmacht, liegt das kleine Gehirn mit seinem sehr großen Vermis bloß. Das gilt auch von den umfangreichen Lobi olfactorii, die in einer selbständigen Grube der Schädelhöhle liegen (S. 176). Der Lobus hippocampi ist sehr groß. Die vordere Fissura rhinalis ist getrennt von der hinteren; letztere hängt zusammen mit dem Sulcus praesylvius. Eine Fossa Sylvii ist vorhanden, obwohl eine eigentliche Fissura Sylvii fehlt; denn ein an diese erinnernder Sulcus ist wahrscheinlicher als Sulcus suprasylvius aufzufassen [Elliot Smith]. Außerdem weist die Konvexität des Pallium noch eine sagittale Furche auf. Das Pallium ist also durchaus nicht lissencephal; im Gegenteil, in Anbetracht der Kleinheit des Gehirns sind seine Furchen selbst zahlreich. Dies bringt Elliot

Smith in Beziehung zum geringen Umfang der Hirnkapsel; die Kleinheit des Pallium führt er aber zurück auf die geringe Ausbildung des Tastgefühls infolge des Schuppenkleides. Über verwandtschaftliche Beziehungen sagt das Gehirn wenig mehr aus, als daß es einen primitiven Bau hat, ohne daß es verrät, ob es dem Gehirn primitiver Unguikulaten oder Ungulaten näher stehe.

Unter den Sinnesorganen fällt die Kleinheit des Auges auf, das z. B. bei Manis javanica, einem Tier, das über 80 cm lang und bis 7 kg schwer werden kann, nur Erbsengröße erreicht. Demungeachtet sind die Augen-

Fig. 102.

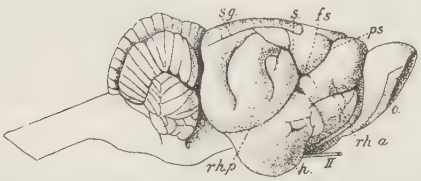


Fig. 103.

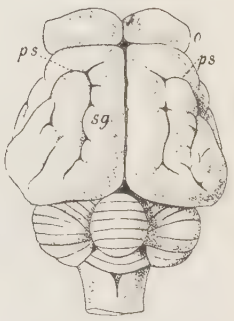


Fig. 102. Gehirn von Manis javanica von der Seite und Fig. 103 von oben. Nat. Gr. *fs* Sulcus suprasylvius; *s* Fossa Sylvii; *sg* Sulcus sagittalis; *ps* Sulcus praesylvius; *rh.a*, *rh.p* Fissura rhinalis anterior und posterior; *h* Lobus hippocampi; *o* Lobus olfactorius; *II* Nervus opticus.

muskeln vollständig. Der Musculus retractor bulbi besteht aus vier ungleichen Portionen. Den äußerst dicken und rigiden Augenlidern fehlen — einzig unter Landsäugetieren — alle Drüsen. Auch Lidknorpel fehlen, nicht aber in der starken Membrana nictitans. Der umfangreichen Tränen- und Harderschen Drüse entspricht der weite, aber kurze Tränenkanal, der unterhalb des Maxillo turbinale ausmündet.

Im kleinen Gehörorgan zählt die Schnecke fast drei Windungen. Von den Gehörknöchelchen ist nur hervorzuheben, daß der Stapes nach

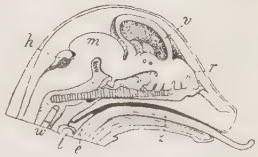


Fig. 104. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryos von Manis javanica von 9 cm Länge. *e* Epiglottis; *h* Hinterhirn; *l* Larynx; *m* Mittelhirn; *r* Riechlappen; *v* Vorderhirn; *w* Halswirbel; *z* Zunge. Oberhalb der Mitte der schraffierten Basis cranii liegt die Hypophysis cerebri.

Doran am meisten unter Monodelphia sich dem Zustande der Sauropsida nähert, insofern er eine columellaartige Form hat.

Eine Ohrmuschel mit entsprechendem Knorpel geht den Manidae niemals ab. Die gegenteilige Ansicht, die offenbar Anlaß gab, eine Art als Manis aurita herauszuheben, läßt sich nur dadurch erklären, daß bei einzelnen (M. longicaudata, tricuspis) der Helix klappenartig umgebogen und niedrig ist.

Vom peripheren Geruchsorgan wurde bereits die hohe Ausbildung der Riechwülste hervorgehoben. Das Jacobsonsche Organ mündet jederseits in den Stensonschen Kanal und steht somit mit der Nasenhöhle nicht in direkter Verbindung.

Bekanntlich ist das Gebiß so gründlich zurückgegangen, daß nur Röse meint, und zwar nur im vorderen Teil des Kiefers, die Anlage einer Zahnleiste zu sehen, welcher im Unterkiefer eine rudimentäre Zahnanlage in Form eines kolbig angeschwollenen Teiles aufsitzen soll. Diesen Befund bei einem 7,6 cm großen Embryo von Manis tricuspis konnte Leche bei einem 4 cm langen Embryo nicht bestätigen. Bezüglich der wirklichen Bedeutung dieser rudimentären Anlagen, die also jedenfalls erst spät auftreten, bleiben wir aber im Ungewissen, auch nach der Untersuchung eines 25 cm langen Embryos von M. javanica durch Marett Tims. Sie bringt hin zwar zu der Vermutung, daß die spurweise angelegte Dentition $\frac{3}{13\ (?)\ 14}$ betrage, daß die zentralen Anlagen die größten der Reihe seien, daß letztere nicht bis zum Hinterrande des harten Gaumens reiche und daß die fraglicherweise verkalkten Anlagen keilförmig seien. Er kann sich aber des Zweifels nicht entwehren, ob diese Zahnanlagen wirklich solche seien und nicht etwa Haaranlagen.

Er kam dabei zum merkwürdigen Befunde, daß die kleine unterständige Mundöffnung an der röhrenförmig verlängerten Schnauze dadurch zustande kommt, daß die sich bildenden Lippen hinter ihrem Vorderende verwachsen und damit andeuten, daß die heutigen Pholidota Vorfahren mit weiter Mundspalte hatten. Er wirft dabei die unbeantwortete Frage auf, ob die Schwäche des Unterkiefers den Lippen gestattete, sich hinterwärts zu vereinigen oder aber ob das Verwachsen der Lippen das Öffnen des Mundes beschränke. Unserer Ansicht nach rief beides weitere Rückbildung des Unterkiefers und des Gebisses hervor, nachdem einmal die myrmekophile Nahrung die Rückbildung der Kaufunktion und des Gebisses eingeleitet hatte.

Diese Nahrungsweise erklärt die Ausbildung der außergewöhnlich langen, nach vorne zu abgeflachten Zunge von Manis. Daß sie weit vorstreckbar ist und in Ruhe in die Zungenscheide zurückgezogen wird durch die Tätigkeit der Musculi sterno-glossi und benachbarter Muskeln, darüber war beim Sternum schon die Rede. Die Papillae vallatae treten in der Dreizahl und in V-förmiger Anordnung auf. Zum Fange von Insecten wird die Zunge feucht und kleberig gehalten durch das Sekret der Speicheldrüsen, unter denen namentlich auch die Glandula submaxillaris durch Größe hervorragt. Sie reicht beiderseits fast bis in die Achselgegend.

Auffallender ist die Anpassung des Magens an die Nahrung. Derselbe ist der Form nach ein „einfacher" Magen, dessen Schleimhaut bei Manis javanica aus durchaus verhorntem, geschichtetem Pflasterepithel besteht, das im kardialen Teil als Falte am Ende des Ösophagus sich erhebt und im pylorialen Teil am Ende der großen Kurvatur Hornzähne bildet. Diesen gegenüber erhebt sich am Ende der kleinen Kurvatur, genau in der Medianlinie, ein mit Hornzähnen reichlich bewaffnetes Organ, dem starke Muskeln unterliegen. Solchergestalt kommt ein Triturationsorgan zustande. Die Magendrüsen treten nur zu makroskopisch sichtbaren Drüsenkörpern vereinigt auf. In der Mitte der großen Kurvatur liegt die „große Magendrüse". Zutritt zu diesem umfangreichen Drüsenkörper gibt ein dem Pylorus zugekehrter Endausführungsgang, in welchen verschiedene Ausführungsgänge zusammentreten. Jeder derselben bildet eine zentral gelegene Spalte, in welche eine Anzahl schlauchförmiger, verzweigter Drüsen ausmünden, deren Wand Haupt- und Belegzellen trägt. Daneben

tritt eine zweite Art Drüsen auf, die den Pylorusdrüsen der Säuger entsprechen, somit gleichartige Zellbekleidung haben, sich aber gleichfalls durch ihre Größe auszeichnen und durch ihre Beschränkung auf die Mitte

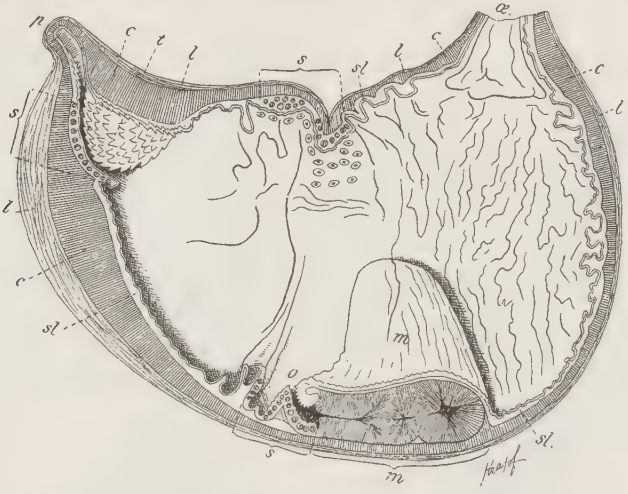


Fig. 105. Die rechte Hälfte des in der Medianebene geöffneten Magens von Manis javanica. $^4/_5$ nat. Gr. *oe* Ösophagus; *p* Übergang des Pylorus in das Duodenum; *l* longitudinale Muskelschicht; *c* zirkuläre Muskelschicht, die in ihrem Verlaufe einigermaßen schematisch dargestellt ist; *sl* verhornte Schleimhaut, im kardialen Abschnitt stark gefaltet; *s* kugelige Schleimdrüsen, die an der kleinen Kurvatur durch deutliche Öffnungen ausmünden; *m* die große Magendrüse mit Endausführungsgang *o*; *t* verhorntes Triturationsorgan am Pylorus.

der kleinen Kurvatur, auf eine Anhäufung in der Nähe der „großen Magendrüse" und auf eine solche gegenüber dem Triturationsorgan (Fig. 105). Somit ist der Magen von Manis in einzig dastehender Weise spezialisiert und zugespitzt auf die aus Ameisen und Termiten bestehende Nahrung. Da Zähne fehlen, gelangen sie in toto mit dem Sekret der Speicheldrüsen in den Magen. Zusammen mit Sand und verschluckten Steinchen, bis zu Erbsengröße, werden sie im Magen zerrieben; sein verhorntes Pflasterepithel schützt ihn dabei. Die wenig zahlreichen, weiten Drüsenöffnungen ergießen ihr reichliches Sekret in den Mageninhalt, dessen chitinöse Teile eine letzte Bearbeitung im pylorialen Teil durch das Triturationsorgan erfahren.

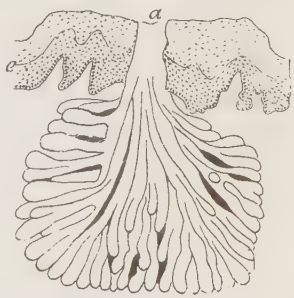


Fig. 106. Eine Schleimdrüse, schwach vergrößert und nur in ihren Konturen dargestellt, aus der Gegend der kleinen Kurvatur des Magens von Manis javanica. *a* Ausmündung der Drüse; *e* epithelialer, stark verhornter Teil der Schleimhaut.

Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß andere Manis-Arten es in der Spezialisierung des Magens noch nicht so weit gebracht haben [Pilliet, v. Klinkowström]. Bei allen tritt verhorntes Pflasterepithel als Bedeckung der Magenwand auf, jedoch in verschiedenem Grade der Aus-

dehnung von der Cardia aus. Damit in Zusammenhang müssen die Labdrüsen mit einem beschränkten Gebiete, erst in gürtelförmiger Ausdehnung, dann als ovales Feld, vorlieb nehmen, bis sich letzteres bei M. javanica als „große Drüse" gar einstülpt und damit eine gegen Insulte geschützte Lage enthält.

Der Darmkanal stellt ein einfaches Rohr dar, das an einem Mesenterium commune aufgehängt ist, welches in der ganzen Länge der Bauchhöhle entspringt. Eine Flexura duodeno-jejunalis ist zwar vorhanden, es fehlt aber jede Coecumbildung; demnach beschränkt sich der von außen sichtbare Unterschied zwischen Dünn- und Dickdarm auf größeres Kaliber und dickere Muskelwand des letzteren, an dem sich kein Colon vom Rectum unterscheiden läßt. Der letzterem entsprechende Darmteil ist ausgezeichnet durch auffallende Weite und Längsstreifung. Ch. Mitchell nennt denn auch den Darm von treffender, fast reptilienartiger Einfachheit.

Die Leber ist viellappig; eine Gallenblase vorhanden. Der weiche Gaumen dehnt sich weit nach hinten bis zum Hinterhaupte aus und gibt der Epiglottis eine intranariale Lage. Auf ihn erstrecken sich auch die Gaumenleisten, deren Zahl bei Manis javanica elf beträgt. Die Lunge

Fig. 107. Fig. 108.

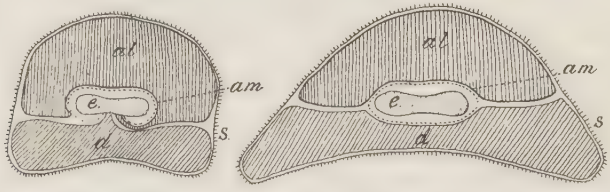


Fig. 107. Schematischer Querschnitt. Fig. 108. Längsschnitt durch den Embryo und seine Eihüllen von Manis javanica. *al* Allantois; *am* Amnion, durch eine punktierte Linie angedeutet; *d* Dottersack; *e* Embryo; *s* seröse Hülle.

hat links zwei, rechts drei Lappen mit einem Lobulus impar. Der Bronchialbaum hat einen rechten bronchialen, eparteriellen Bronchus, links fehlt ein eparterieller.

Der Stamm der Vena cava posterior setzt sich wie bei Xenarthra aus zwei postrenalen Hohlvenen zusammen.

Der weibliche Geschlechtsapparat hat völlig freiliegende Ovarien; an den kurzen Uteruskörper schließen sich die beiden Hörner an, deren Tuben weite abdominale Mündungen haben. In die Vagina mündet, etwa in ihrer Mitte, die Urethra aus, so daß ein ziemlich langer Urogenitalkanal zustande kommt. Dessen Ausmündung liegt direkt unterhalb der Analöffnung in einer gemeinschaftlichen Hautgrube, eine Art untiefer äußerer Kloake darstellend.

Die Testikel liegen außerhalb des Inguinalkanals, jedoch nicht in einem Scrotum, von dem vielmehr jede Andeutung fehlt, sondern inguinal und subintegumental in dem dreieckigen Raum zwischen den Adduktoren des Schenkels und der Bauchwand. Der kleine Penis ist wenig vorspringend. Seine Corpora cavernosa entspringen von einer sehnigen Masse an den Pubes, sind aber weiter durch starke Musculi ischio-cavernosi an das Becken geheftet. Konvergierend vereinigen sie sich zu einem unpaaren dorsalen Schwellkörper. Ventral liegt das Corpus cavernosum urethrae, dessen Glans ein weites Praeputium umhüllt.

Die weitere Muskulatur des männlichen Geschlechtsapparates zeigt noch primitive Verhältnisse, desgleichen die Prostata, die auf der Stufe von Urethraldrüsen, die vom Musculus urethralis umhüllt werden, stehen bleibt. Glandulae vesiculares treten auf, Cowpersche Drüsen dagegen fehlen beiden Geschlechtern.

Soweit bekannt, werfen die Manidae nur ein sehr ausgebildetes Junge, das sich auf frühem Stadium auszeichnet durch außerordentliche Länge des Schwanzes, auch wo derselbe später, z. B. bei Manis javanica, hierdurch nicht mehr auffällt (Fig. 109). Die Placenta ist eine adeciduate und diffuse. Sie kommt durch ein Allantochorion zustande, dessen Zotten zwischen Zotten der Uteruswand, deren Epithelbedeckung intakt bleibt, sich fügen und solchergestalt nur eine lose Verbindung bewerkstelligen. Sie bietet auffallende Übereinstimmung mit der Pferdeplacenta, unterscheidet sich aber durch den Besitz eines Dottersackes, der bis zur Geburt als deutlich nachweisbarer Sack bestehen bleibt.

Fig. 109. Embryo von Manis javanica. $^{5}/_{1}$ nat. Gr.

Diagnose. Die Pholidota sind unguikulate, plantigrade, myrmecophile Tiere, deren dem Lichte zugekehrte Körperteile mit imbrikaten Reihen von Hornschuppen und äußerst spärlichen Haaren bedeckt sind. Lacrymale, Jugale und Interparietale fehlen, desgleichen Clavicula und Centrale carpi. Scaphoid und Lunatum sind verschmolzen. Foramen entepicondyloideum meist vorhanden, Trochanter tertius fehlt. Talus mit Foramen tali. Wirbelsäule, Becken und pentadaktyle Hand und Fuß gewöhnlich. Zähne fehlen durchaus. Zunge lang, wurmförmig, weit vorstreckbar. Magen einfach, durchaus spezialisiert zu einem Triturationsorgan. Anordnung von Darm und Mesenterien primitiv, Coecum fehlt. Ein Paar achselständiger Zitzen. Uterus bicornis. Testikel inguinal, subintegumental; Scrotum fehlt, desgleichen Cowpersche Drüsen. Unipar. Definitive Placenta besteht aus Allantochorion mit diffusen Zotten; sie ist megallantoid und adeciduat. Wahrscheinlich ging ihr eine Dottersacksplacenta vorab, von der sich der Dottersack bis zur Geburt erhält.

Geographische Verbreitung.

Die Schuppentiere treten ausschließlich in Afrika und Asien auf, und zwar in letzterem Gebiete in Vorderindien vom Himalaja bis zur Südspitze, in Ceylon, Indo-China, den Inseln Hainan, Formosa und den Großen Sunda-Inseln (Sumatra, Java und Borneo). Von den 4 afrikanischen Arten sind M. longicaudata Briss. (tetradactyla L.), tricuspis Rafin., gigantea Illig. auf West-Afrika beschränkt vom Senegal bis etwa Mossamedes. Die mit M. gigantea nahe verwandte Art M. Temmincki Smuts tritt in Süd-Afrika auf und dehnt sich von hier durch Ost-Afrika bis Kordofan aus. Die

afrikanischen und die drei asiatischen Arten, deren Verbreitung unten näher angedeutet ist, schließen einander aus. Diese beiden geographisch getrennten Gruppen unterscheiden sich durch später anzugebende Merkmale, die auf eine längere Trennung weisen. Die afrikanische M. gigantea und Temmincki überbrücken diese Merkmale einigermaßen. Nicht unwichtig ist es daher, daß Lydekker aus dem südindischen Plistocän eine +M. gigantea fossilis beschreibt, die der recenten Art jedenfalls verwandt zu sein scheint.

Taxonomie.

Die sieben gut umschriebenen Arten der Pholidota werden meist unter dem Namen Manis L. vereinigt. Man hat aber von altersher versucht, sie in zahlreiche Genera unterzubringen. Neuerdings hat Pocock, von lang bekannten Merkmalen ausgehend, sie gar über 6 Genera verteilt. Sie lassen sich mit Jentink in zwei geographische Gruppen verteilen, die sich außerdem gut charakterisieren lassen durch eine Anzahl Merkmale.

A. **Asiatische Manidae.** Die zentrale Reihe der Rückenschuppen setzt sich bis zum Schwanzende fort. Stets treten zwischen den Schuppen sparsam Borsten auf. Der schaufelförmig endende Processus xiphoides des Brustbeins ist zwar verlängert, behält aber durchaus gewöhnliche Form. Ohren klein, aber deutlich. Durch Zahl und Größe der Schuppen lassen sich die drei asiatischen Arten leicht unterscheiden. Von diesen verbreitet sich *M. pentadactyla* L. über ganz Vorder-Indien und Ceylon. Am Himalaja schließt sich hieran einerseits *M. aurita* Hodg. an, die durch Birma bis in China und auf die Inseln Hainan und Formosa sich ausdehnt (sie wird von Pocock *Phatages crassicauda* Geoffr. genannt), andererseits *M. javanica* Desm. Diese trifft mit der vorigen Art auf deren Südgrenze zusammen, verbreitet sich dann aber durch Malakka über Sumatra, Java und Borneo. Sie ist ein guter Kletterer und ausgezeichnet durch eine nackte Stelle am Schwanzende. Pocock erhebt sie zum Genuß Paramanis.

B. **Afrikanische Manidae.** Die zentrale Reihe der Rückenschuppen teilt sich vor dem Schwanzende in zwei unregelmäßige Reihen. Haare zwischen den Schuppen mit zunehmendem Alter hinfällig. Processus xiphoides des Sternum in zwei lange Stäbe verlängert, die an ihrem Ende verschmelzen. Ohren fast verborgen.

Die vier afrikanischen Arten zerfallen, auch biologisch, in zwei Gruppen. Die erste: Smutsia Gray, enthält die beiden plumpen durchaus terrestrischen Arten *M. gigantea* Illig. und *Temmincki* Smuts mit breitem, kurzem Schwanz, von denen erstere West-Afrika von Gambia bis Angola bewohnt, letztere Süd-Afrika von ab Natal und Ost-Afrika bis Somali und Kordofan. Hiervon unterscheiden sich die beiden arboricolen Arten *M. tricuspis* Raf. und *M. longicaudata* Briss. (tetradactyla L.), bei Pocock zu den Genera Phataginus Raf. und Uromanis Pocock erhoben. Sie zeichnen sich aus durch langen Schwanz mit nacktem Tastfleck am Ende, Rückbildung des Pollex und nicht beschuppter Oberseite der Füße. Sie bewohnen dasselbe Gebiet in West-Afrika von Senegal bis Angola.

Vorgeschichte.

Über die Vorgeschichte und Verwandtschaft dieser Säugetierabteilung herrscht völliges Dunkel. Lydekker hat die bereits genannten plistocänen Reste einer Manisart, die er zu *M. gigantea* rechnet, beschrieben; außerdem aus dem südindischen Pliocän eine +*Manis sindiensis* Lyd. Sie gehören in die Reihe der Beweisstücke eines früheren innigen Zusammenhanges der äthiopischen und orientalischen Säugetierfauna. Auch E. Dubois erwähnt aus dem Jung-Pliocän von Java eine Riesenmanis *M. palaejavanica*, welche die heutige M. javanica weit übertraf. Sie lüftet vorläufig aber ebensowenig den Schleier von der Geschichte der Manidae. Dafür sind auch die wenigen Reste aus dem Oligocän Frankreichs, die Filhol als +*Necromanis quercyi* Filh. und +*Leptomanis edwardsi* Filh. beschrieb und Maniden zuschrieb, ebenso wie die von Ameghino aus deutschem Miocän beschriebenen +*Tcutomanis* und +*Galliaetatus*, zu unvollständig. Auch +*Argyromanis* und +*Orthoarthrus*, zwei Genera, die Ameghino aufstellte auf Tali aus den Santa Cruz Schichten von Argentinien und den Manidae zurechnete, erfuhren bereits abweisende Kritik durch Winge.

So sind wir auf Überlegungen hingewiesen, wie sie bereits oben bei Besprechung des Begriffes Edentata (S. 172) gepflogen wurden. Einzelne Organsysteme der Manidae sind äußerst spezialisiert. Als solche nenne ich den Zungenapparat, den Magen, die Hautdecke. Die beiden ersten Punkte stehen im Kausalverband mit dem Verlust des Gebisses und der Art der Nahrung; das Schuppenkleid dagegen ist eine Spezialisierung auf altererbter Basis. Durchaus primitiver Art ist der Bau des Gehirns, des Darmkanals und Mesenterium, der Placentation, des Penis, der weiblichen Geschlechtsorgane. Winge ist der einzige, der sich mit großer Sicherheit über die Genealogie der Pholidota ausläßt mit den Worten: „Von ursprünglichen Orycteropodidae, die in einzelnen Zügen niedriger standen als Orycteropus, stammen die Manidae ab; in allem wesentlichen waren die Stammformen der Maniden wie Orycteropus.“ Es ist nur schade, daß uns weder die „ursprünglichen Orycteropodidae“ noch die „Stammformen der Manidae“ bekannt sind.

Vergleichung dessen, was man wirklich weiß, lehrt, daß, wie wir später sehen werden, bei Orycteropus Clavicula und Trochanter tertius vorhanden, das Lacrymale groß und durchbohrt ist. Scaphoid und Lunatum sind getrennt, der Pollex fehlt, die Hornbekleidung der Nagelphalangen wohl ungulater Natur. Tubulidentate Zähne sind vorhanden, die Zitzen abdominal und inguinal, der Uterus ein Uterus duplex. Demgegenüber fehlt bei Manis die Clavicula, der Trochanter tertius, das Lacrymale, die Zähne; sind Scaphoid und Lunatum verschmolzen, der Pollex höchstens reduziert, die Nägel echte unguikulate Krallen, die Zitzen achselständig, der Uterus ein Uterus bicornis. Durchaus verschieden ist bei beiden der Bau der Trommelhöhle, des Stapes, des Gehirns, des Darmkanals, der Placenta, des Gaumens, der Hautdecke.

Auch die Umbildungen als Anpassung an die Myrmecophagie sind bei Manis sehr viel weiter gegangen und haben, und dies ist wichtiger, durchaus andere Wege eingeschlagen. So hat die Ausbildung der Fangzunge bei Manis, in einzig dastehender Weise, z. B. den Sternalapparat beeinflußt. Der mit dieser Ausbildung konkordante Verlust des Gebisses, hob die Kaufunktion auf, damit ging die Kaumuskulatur zurück,

verlor der Jochbogen als Ursprungsort derselben seine Bedeutung und wurde gründlich rückgebildet, während der Unterkiefer, wie bei keinem anderen Säuger, bis auf einem zierlichen Griffel zurückging. Die Beute mußte also lebend verschlungen werden. Sie wurde erst im, zu einem Triturationsorgan umgebildeten Magen zermahlen.

Demgegenüber behielt Orycteropus, dank den permanent wachsenden Zähnen, die Kaufunktion, damit auch den kräftigen Jochbogen und den nur vorne schwachen Unterkiefer, während seine Fortsätze stark entwickelt sind, der Proc. coronoideus selbst auffallend hoch ist und an manche Ungulaten erinnert. Die Zunge rief trotz ihrer Ausbildung keinerlei Umformungen im knöchernen Ursprungsgebiet ihrer Muskulatur hervor.

Die Orycteropodidae und Manidae zeigen also tiefgehende Unterschiede, die sich nicht durch Spekulation überbrücken lassen und zunächst ihre Trennung in zwei Ordnungen durchaus rechtfertigen.

Sie unter dem Namen *Nomarthra* zu vereinigen, erweckt einen unrichtigen Schein der Zusammengehörigkeit. An und für sich besagt dieser Name ja auch nur, daß die gelenkige Verbindung der Wirbel eine normale sei wie bei allen Säugern mit Ausnahme der amerikanischen Edentaten (Xenarthra). Besagten Namen habe ich vor 30 Jahren zwar auch gebraucht, aber nur als gegensätzliches Merkmal gegenüber eben diesen Edentaten mit xenarthraler Wirbelverbindung. Im übrigen hat er ja keinen Sinn.

Daß sich aber immer wieder die Neigung vordrängt, diese beiden Ordnungen in einen, wenn auch entfernten, genetischen Zusammenhang zu bringen, erklärt sich zunächst dadurch, daß man diesen primitiven, jedenfalls uralten, in der Lebensweise durchaus übereinstimmenden Tieren keinen sicheren Platz anzuweisen weiß.

Die Tatsache, daß die Pholidota, ebenso wie die Tubulidentata, neben obengenannten Merkmalen verschiedene andere besitzen, die bald hier, bald da bei anderen, namentlich primitiven Säugern auftreten, spricht eben dafür, daß es altererbte sind, dem Körper mesozoischer Monodelphia eigen. Ich nenne die Spaltung der Nagelphalangen, die auch Perameles, Talpa, Chrysochloris aufweist, aber ebenso die + Chalicotheriidae und zahlreiche + Creodonta. Daß sie kein notwendiges Attribut großer Krallen sei, zeigen die zahlreichen Fälle, in denen es nur zu einer Furchung des Krallengliedes kommt. Ferner die von Monotremata, Insectivora, Carnivora und manchen Rodentia bekannte Verschmelzung von Scaphoid und Lunatum; Gregory weist auch auf die seriale Anordnung der Carpalia, in Übereinstimmung mit Hyrax und auf die funktionelle Tridaktylie der Hand der terrestren Arten mit Überwiegen des 3. Fingers der Hand, wie bei Hyrax und manchen Insectivora.

Wie oben gesagt, leitet Winge die Pholidota von Insectivora her. Er tut das aber für die Edentata überhaupt, an deren Wurzel er ja Orycteropus stellt. Auch Gregory weist die Möglichkeit einer Verwandtschaft mit den Xenarthra nicht von der Hand, sieht in ihnen aber ebenfalls stark abgeänderte Nachkommen von unbekannten mesozoischen Placentalia. Aus seinen bei Orycteropus besprochenen Erwägungen bezüglich dessen Genealogie sei hier wiederholt, daß er dieselben mit den Worten enden läßt, daß entfernte Verwandtschaft derselben mit den + Ganodonta und Xenarthra ebenfalls möglich sei. Dies stimmt mit den auf S. 172 erwähnten Schlüssen von Windle und Parsons überein. Zugunsten einer

Verwandtschaft der Manidae mit den Xenarthra spricht auch die vermutliche Homologie der Hornschuppen; der gemeinschaftliche Besitz des merkwürdigen Musc. pterygotympanicus (s. bei Xenarthra); der auffallende Bau des Pterygoid, dem trotz aller Verschiedenheit auf Consanguinität hinweisende Charakterzüge eigen sind.

Wir kommen damit von selbst auf die neueste Hypothese von Matthew (1918), der in den + *Palaeanodonta* aus dem nordamerikanischen Eocän mit Bestimmtheit die strukturell direkten Vorfahren der Xenarthra sieht und daneben auch die vermutlichen der Pholidota. Die Unterordnung der + Palaeanodonta leitet er ihrerseits von primitiven Insectivora her, wie am Schluß der Xenarthra besprochen wird.

Auch wir neigen also zur Annahme eines genealogischen aber weit zurückliegenden Zusammenhanges der Pholidota und Xenarthra.

VIII. Ordnung: Xenarthra.

Eine Anzahl gemeinsamer Merkmale, die allen übrigen Säugern abgehen, rechtfertigt eine Gruppe von Säugetieren, welche der Ameisenfresser, das Gürteltier und das Faultier vertritt, trotz ihrer Verschiedenheit in Lebensweise, Nahrung, äußerem Vorkommen und Charakter, zu vereinigen. Daß diese gemeinsamen Merkmale auf Blutsverwandtschaft beruhen, legt die Paläontologie überzeugend dar. Sie zeigt, daß die heute auf Zentral-, namentlich aber auf Süd-Amerika beschränkten Familien die letzten, immerhin noch zahlreichen Überbleibsel darstellen von früher weit zahlreicheren Formen, die mit zunehmendem Alter der tertiären Zeiten, in denen sie lebten, stets mehr sich nähern und damit auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen.

Nur ein solcher kann auch die anatomischen Eigentümlichkeiten erklären, deren Übereinstimmung teilweise sofort in die Augen fällt, anderenteils erst durch eindringendes Studium sich erkennen läßt. So scheinen anfänglich die dichtbehaarten Faultiere (Bradypodidae) und Ameisenfresser (Myrmecophagidae) in ihrer Hautbedeckung von den beschuppten und gepanzerten Gürteltieren soweit wie nur denkbar entfernt zu sein. Vergleichung mit fossilen Formen überbrückt aber diese Unterschiede, die in den recenten Formen eben nur noch in den Extremen vorliegen.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die Schuppenbildung sehr hohen Grad der Ausbildung erreichen kann. In der Jugend ist der Körper der Gürteltiere allseitig mit Hornschuppen bedeckt. Ihr entsprechen Verknöcherungen der Lederhaut. Diese verschmelzen oder vergrößern sich aber nur an der dem Lichte zugekehrten Fläche zu größeren Knochenplatten, während an der ventralen Seite Rückbildung der Bepanzerung eintritt. Bei vollständiger Ausbildung im erwachsenen Tier findet sich ein Kopfschild, Schuppenbildung auf den Gliedmaßen sowie ein Schwanz- und ein Rumpfpanzer, an dem sich ein Schulterschild, ein Kreuz- oder Beckenschild und dazwischen gelegene, verschieden zahlreiche bewegliche Rückengürtel unterscheiden lassen. Diese Panzerteile bestehen aus Ossifikationen, die zwar durch Bindegewebe geschieden, unter sich aber

fest verbunden sind zu den Komplexen der genannten Schilder und Gürtel, die ihrerseits aber gegeneinander beweglich sind. Diese Beweglichkeit ging jedoch innerhalb der fossilen Glyptodontidae verloren, deren Rückenpanzer funktionell dem Carapax der Schildkröten glich. Die hier entwickelte Ansicht über den Entwicklungsgang der Rückenbepanzerung ist unten (S. 227) näher motiviert.

Die Hautossifikationen entstehen in Lederhautpapillen, ontogenetisch jedoch später als die epidermoidale Bedeckung dieser Papillen, welche Hornschuppen liefert. Letztere bedecken aber nur in einfacheren Fällen

Fig. 110. Tolypeutes muriei Garr. aufgerollt, von der Seite gesehen. $^3/_4$ nat. Gr. Nach Murie. *BS* Beckenschild; $g^{1\ 2\ 3}$ die 3 Gürtel; *KS* Kopfschild; *O* Ohr; *S* Schwanz; *SS* Schulterschild.

ihnen korrespondierende Ossifikationen, wie am Kopfe, an den Extremitäten. Teilweise tun dies auch bei Dasypus (Tatusia) die sogenannten Hauptschuppen des Rückenpanzers, zwischen denen sich dann die Furchenschuppen über den Nähten (Fig. 112), zwischen die Ossifikationen einfügen. Meist aber, wie bei Euphractus (Dasypus) und Verwandten, sind die erwachsenen Schuppen komplizierte Gebilde und zusammengesetzt aus mehreren kleineren primitiven Schuppen, zwischen denen dann ursprünglich Haare standen. Bei Scleropleura bruneti soll die Rückenhaut nur seitlich verknöchert, im übrigen aber beugbar und dicht behaart sein. Den sich daran anknüpfenden Spekulationen [Anthony] begegnet Winge mit der Ansicht, daß es sich nur um den Schild eines mißformten krankhaften Euphractus sex-

cinctus handele. Auffallender noch ist Chlamydophorus, wo gleichfalls Ossifikationen im Panzer zurücktreten. Derselbe stellt eine große Anzahl von Ringen dar, die sich direkt an die Bepanzerung des Kopfes anschließen und eine Hautduplikatur bilden, die von einem medialen Streifen der Rückenhaut ausgeht, etwa wie die Schalen der Ostrakoden, und nur in der Schulter- und Beckengegend in ganzer Ausdehnung mit der übrigen Haut sich vereinigt. Dieses ganz einzige Verhalten des Chlamydophorus

Fig. 111.

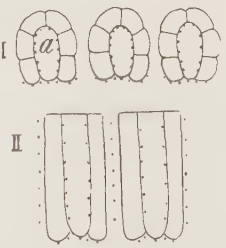


Fig. 111. Zusammengesetzte Schuppen von Euphractus (Dasypus). Nach de Meijere. I Vom Schulterpanzer; *a* Mittelschuppe umgeben durch Randschuppen; II aus einem Gürtel; die Punkte bedeuten Haare.

Fig. 112.

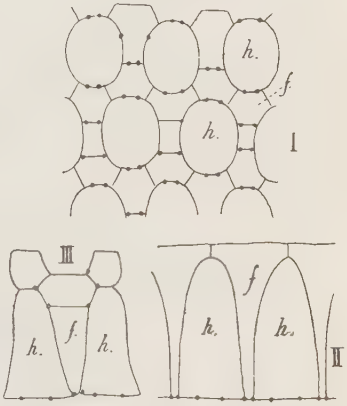


Fig. 112. Schuppen von Dasypus (Tatusia). Nach de Meijere. I Vom Schulterpanzer; II von einem Gürtel; III Übergang; *h* Hauptschuppen; *f* Furchenschuppen; die Punkte bedeuten Haare.

truncatus wird durch Chl. retusus mit dem gewöhnlichen Verhalten der Dasypodidae insofern verbunden, als sein gleichbeschaffener Panzer allseitig mit der Körperhaut verbunden ist. Außer den genannten Tieren erfreuen sich guter Behaarung Euphractus villosus, sexcinctus, auch Dasypus pilosus u. a. Meist aber geht das Haarkleid, namentlich auf der Rückenfläche, zurück, auch individuell, Hand in Hand mit der Entwicklung der

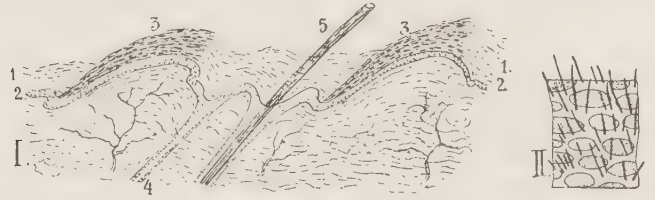


Fig. 113. I Längsschnitt durch die Schwanzhaut von Tamandua tetradactyla. *1* Stratum corneum; *2* Stratum mucosum der Epidermis; *3* pigmentierte Hornschuppe; *4* Ausmündung einer Schweißdrüse; *5* Haar. II Stück Schwanzhaut von Myrmecophaga jubata mit ovalen, pigmentierten Schuppen, zwischen denen die kurz abgeschnittenen Haare sitzen.

Hautknochen. Diese werden hier und da durchbohrt durch die Haare, deren Follikel unterhalb derselben liegen. Alveoläre und tubulöse Drüsen kommen gleichfalls vor in verschiedenem Grade der Erhaltung. Daneben treten konglobierte tubulöse Drüsen auf. Bereits von früheren Autoren als „Drüsensäcke" erwähnt, würden sie erst durch Fernandez in ihrer Eigenart und in der eigentümlichen Weise der Bildung ihres riechenden Sekretes erkannt. Namentlich bei den Arten von Euphractus münden

sie aus durch 2—4 geräumige Löcher in der dorsalen Mittellinie des Beckengürtels, woher wohl Fernandez sie als Beckendrüsen (Glandula pelviana) bezeichnete; ein leicht irreführender Name, der wohl besser durch Rückendrüse zu ersetzen ist (I, S. 35). Der eigentliche Drüsenkörper liegt in der Knochenplattte und ragt in das subkutane Gewebe vor. Ihr Auftreten erklärt auch wohl die Öffnungen und Anschwellungen, die im Panzer von Priodontes und von Glyptodon und anderen fossilen Dasypodidae angetroffen werden. — Die Xenarthra besitzen auch Analdrüsen.

Zweierlei Teile konkurrieren also bei den Dasypodidae, um ihre Hautdecke zu einer komplizierten zu machen. Die Lederhaut liefert — einzig unter recenten Säugern — ein Hautskelet; die Epidermis aber Hornschuppen. Wichtig ist, daß letztere, die ja überhaupt unter Säugern, wenn auch meist in rudimentärem Zustande, weiter Verbreitung sich erfreuen, bei nahen Verwandten der Dasypodidae: bei Myrmecophaga und Tamandua sich auf dem Schwanze sehr gut erhalten haben. Myrmecophaga steht dadurch fast einzig da, daß trotz der buschigen Behaarung des Schwanzes große

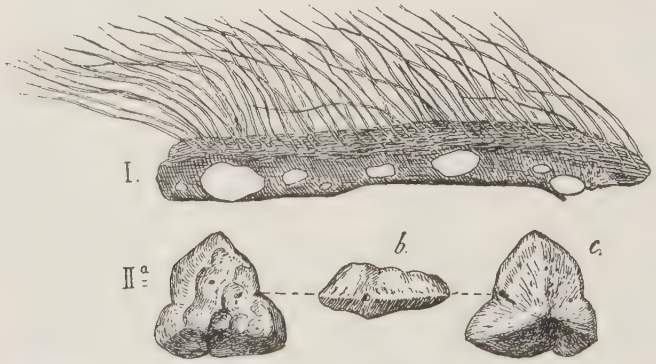


Fig. 114. Grypotherium domesticum Roth (Neomylodon Listai Amegh.). I Querschnitt durch die Haut mit Hautknochen in der Lederhaut. II *a b c* Einer der Hautknochen von 3 Seiten, nat. Gr. Nach A. Smith Woodward.

Schuppen in alternierenden Reihen auftreten, hinter denen je 5—6 Haare hervortreten. Im übrigen stehen die Haare zerstreut, nur bei Cyclopes (Cyclothurus), bilden sie Bündel. Den Bradypodidae fehlen Schuppenbildungen.

Im Kapitel über die Haut wurden ausführlich die epidermoidalen Hornschuppen behandelt (I, S. 7). Abgesehen von denen der Pholidota erreichen sie ihre größte Ausbildung bei Dasypodidae, unterscheiden sich aber von ersteren durch ihre flache, der Haut angedrückte Lagerung. Im Wesen sitzen aber auch sie einer Lederhautpapille auf, die dies Besondere hat, daß sie befähigt ist, Hautknochen zu bilden. Wir gehen also nicht fehl, wenn wir die Schuppen der Manidae und die Hornschuppen der Dasypodidae als homologe Gebilde beschauen, die eben durch ihre Größe blutsverwandtschaftliche Beziehungen verraten, die auch bereits auf S. 187 als solche verwertet wurden.

somitWichtiger ist, daß die Fähigkeit, Cutisknochen zu bilden, auch den entfernteren Verwandten der Dasypodidae in der Vorzeit zukam. So bei + Mylodon, + Lestodon, + Notrotherium (Coelodon), lauter + Gravigrada: somit den Vorfahren der heutigen Myrmecophagidae und Bradypodidae,

bei denen diese Eigenschaft verloren gegangen ist. Aber nicht als Folge der Ausbildung eines Haarkleides. Ein solches kam notorisch + Grypotherium Reinh. (Neomylodon Amegh. = Glossotherium Ow.) zu, von welchem Genus in Patagonien in der Höhle Ultima Esperanza dichtbehaarte Stücke Haut angetroffen wurden, mit unregelmäßig verteilten Hautknöchelchen (Fig. 114).

Die Haare der Bradypodidae verhalten sich durchaus abweichend von denen der übrigen Säugetiere. Bei Bradypus bilden sie Bündel aus einem gröberen und 2—3 dünneren Haaren, denen die Marksubstanz fehlt. Sie setzen sich demnach zusammen aus Zellen, die der Rindenschicht (Hornsubstanz) entsprechen, ferner aus einer Cuticula und unterhalb dieser aus einer, einzig bei Faultieren, vorkommenden Belegschicht [Welcker], welche wenigstens das mittlere Drittel des Haares bedeckt und demselben sein heuartiges Äußere verleiht. Ihre Zellen sind so lose gefügt, daß Algen (eine grüne: Trichophilus Welckeri A. Web. und eine blaue: Cyanoderma bradypi A. Web.) ihren Wohnsitz darin aufgeschlagen haben und der Rückenseite der Tiere und der Außenseite ihrer Extremitäten einen grünlichen Schein verleihen können. Anders Choloepus. Seine Haare stehen zu 2 in einer Gruppe, haben Marksubstanz, die durchzogen wird von Strängen von Hornsubstanz, die einen nur teilweise geschlossenen Mantel bilden und an der Oberfläche zu ungefähr 8 Längsleisten sich verdicken. In den Furchen dazwischen liegen Zellen, die der Belegschicht von Bradypus homolog sind. Über sie schlägt sich die Cuticula hinweg auf die 8 Leisten; auch sie enthalten wieder parasitische Algen, und zwar Trichophilus spec. und Cyanoderma choloepi A. Web. Diese Algenvegetation verliert sich bald in der Gefangenschaft im Gegensatz zum feuchtwarmen Klima der Urwälder der Heimat. Alveoläre und tubulöse Drüsen fehlen. Beide kommen aber bei Bradypus vor.

Analdrüsen treten allgemein auf. Auch beschreibt Tiedemann eine Drüse aus der Wangenhaut von Cyclopes (Cyclothurus). Das Epitrichium (I, S. 6) erhält sich in so seltener Vollständigkeit bis zur Geburt bei Bradypus, daß es mit dem Amnion verwechselt werden konnte und als falsches Amnion bekannt ist.

Die Zitzen sind bei Bradypodidae und Myrmecophagidae brustständig; unter letzteren hat Cyclopes (Cyclothurus) auch noch ein Paar bauchständige. Letztere Lage hat auch das einzige Paar bei Dasypodidae, zu denen sich bei Dasypus (Tatusia) noch ein Paar inguinaler hinzugesellt.

Die starke Hautmuskulatur befähigt manche Dasypodidae, sich aufzurollen (s. Fig. 110). Um dies möglichst ausgiebig auszuführen, können bei Tolypeutes die Gliedmaßen in einer ventralen Aushöhlung einwärts vom Schulter- und Beckenrande geborgen werden. Dem Schwanz wird dies ermöglicht durch eine jederseitige Aushöhlung an seiner Wurzel.

Der Schädel ist in seinem antorbitalen Teil entweder lang oder äußerst lang, namentlich bei den insectivoren Arten mit langer, wurmförmiger Zunge (Myrmecophagidae) oder im Gegenteil äußerst kurz bei den phyllophagen Bradypodidae. Die Schädelhöhle ist klein, aber langgestreckt, mit deutlicher Verteilung in die hintereinanderliegenden Fossa olfactoria, cerebralis und cerebellaris, von denen erstere nur bei Bradypodidae, mit Abnahme des Geruchsorgans, weniger auffällt. Die Parietalia sind stets groß und vom Supraoccipitale nicht geschieden durch ein Interparietale, welches fehlt. Im langen röhrenförmigen Schädel der Myrmecophagidae

wird durch mediale Vereinigung der Gaumenfortsätze der Pterygoidea ein langer knöcherner Gaumen gebildet, der ihn, abgesehen von Cetacea, wo eine ähnliche Einrichtung und damit Verschiebung der Choanen nach hinten sich findet, vor allen Säugern auszeichnet. Jedoch ist bei Cyclopes diese Einrichtung sozusagen in ihrer Entwicklung gehemmt, da die Palatina und Pterygoidea sich in der Medianlinie nicht berühren, sondern einen Spalt zwischen sich lassen. Die Pterygoidea sind aber gleichfalls stark verlängert und bilden den Anfang von horizontalen Gaumenfortsätzen. Unter den übrigen Xenarthra ist allein bei Dasypus (Tatusia) diese Beteiligung der Pterygoidea an der Bildung des harten Gaumens nur noch angedeutet. Nicht minder auffallend ist, daß bei Bradypus (Scaeopus) torquatus Illig. und Choloepus, ferner bei Tamandua, ebenso wie nach Reinhardt bei dem pliocänen + Notrotherium (Coelodon) die Pterygoidea hinten aufgeblasen sind zu einer Art Bulla, die mit der Nasenhöhle kommuniziert, nicht aber mit Nebenhöhlen der Trommelhöhle und damit an das pneumatische Pterygoid der Delphine erinnert. Das Tympanicum ist

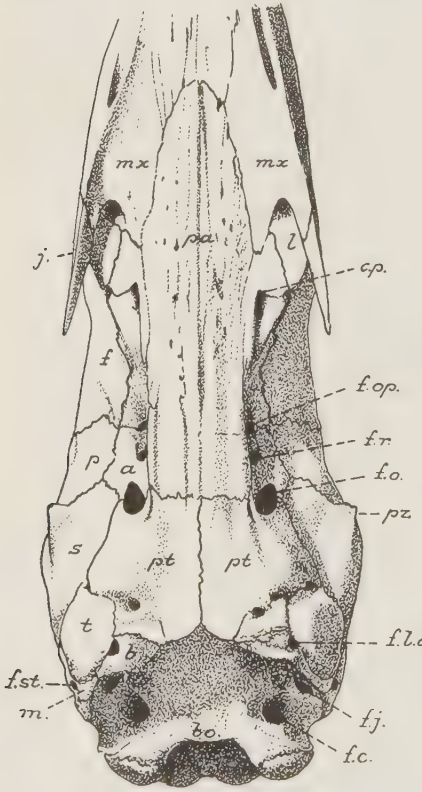


Fig. 115. Ventralansicht der hinteren Schädelhälfte von Myrmecophaga jubata. *a* Alisphenoid verwachsen mit *pt* Pterygoid; *b* Processus tympanicus des Basioccipitale bo.; *cp* Canalis palatinus; *f* orbitale Teil des Frontale; *fc* Foramen condyloideum; *fj* Foramen jugale; *fla* Foramen lacerum anterius; *fo* For. ovale; *fop* For. opticum; *fr* For. rotundum; *fst* For. stylomastoideum; *j* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Mastoid; *mx* Maxillare; *p* orbitale Teil des Parietale; *pa* Parietale; *pz* Processus zygomaticus; *s* Squamosum; *t* Tympanicum.

im jugendlichen Schädel der Bradypodidae ein verhältnismäßig schmaler Ring. Nach van Kampen wird bei Choloepus die ventrale Wand ferner vervollständigt durch ein Entotympanicum, als einigermaßen vertikale Knochenlamelle, die durch einen bindegewebigen Spalt vom Tympanicum getrennt bleibt, vorn an das aufgeblähte Pterygoid, hinten an den Proc. paroccipitalis grenzt, ohne mit diesen zu verwachsen, was meist wohl der Fall ist mit dem Tympanohyale. Bei Bradypus verschmilzt das Entotympanicum mit dem Tympanicum zur Bulla ossea, die vorn das Ostium tympanicum tubae aufweist. Mit der Trommelhöhle steht in Verbindung der umfangreiche Hohlraum des Sinus epitympanicus, der das Squamosum bis in den Proc. jugalis aufbläht. Auch bei den übrigen Xenarthra hat

das Tympanicum die Form eines oben nicht geschlossenen Ringes, der breiter werden kann und alsdann an der Begrenzung der Paukenhöhle sich beteiligt. Des weiteren nimmt daran Teil das Entotympanicum, das, abgesehen von Carnivora, demnach hier das größte Ausmaß unter Säugern, allerdings in verschiedenem Grade, erreichen kann. Nur bei Myrmecophagidae tritt durch Rückbildung des Entotympanicum an dessen Stelle ein Proc. tympanicus des Basioccipitale, der bei Cyclopes seinerseits durch das weit nach hinten sich erstreckende + Pterygoid überdeckt wird. Ferner nimmt teil an der Bildung der ventralen Wand das Pterygoid. Dies ist ein Zustand, der noch bei Echidna angetroffen wird (s. S. 32), aber zur Zeit noch der Erklärung harrt, wie die richtige Deutung des Pterygoid der Säuger überhaupt. An der Bildung der dorsalen und medialen Wand beteiligt sich wahrscheinlich das Alisphenoid.

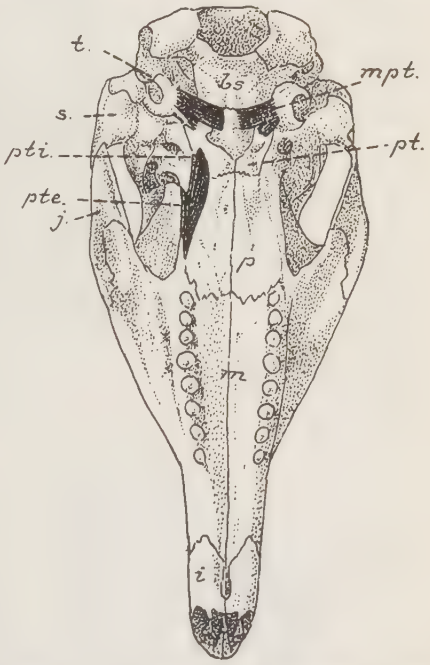


Fig. 116. Unterseite des Schädels von Dasypus hybridus. Nach Lubosch. *bs* Basisphenoid; *i* Intermaxillare; *j* Jugale; *m* Maxillare; *mpt* Musculus pterygo-tympanicus; *p* Palatinum; *pt* Pterygoid; *pte* Musc. pterygoideus externus; *pti* Musc. pter. internus; *s* Squamosum; *t* Tympanicum.

Dieses abweichende Verhalten der Myrmecophagidae ist wohl Folge der Verlängerung des harten Gaumens, wodurch auch das Ostium tubae, wie bei Echidna, in den hinteren Teil der Paukenhöhle zwischen Tympanicum und Proc. tympanicus des Basioccipitale resp. Pterygoid verschoben ist. Zwar wird bei einigen Dasypodidae ein äußerer Gehörgang gefunden; er verdankt sein Entstehen aber wohl, wie z. B. bei Rodentia, einer Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges, weniger dem Tympanicum. Hier sei auch des bereits von Manis erwähnten Musc. pterygo-tympanicus von Lubosch (M. pterygo-spinosus Schulman) gedacht, der aus der Spalte zwischen Tympanicum und Squamosum, häufig durch einen Kopf von der Bulla tympanica verstärkt, zum Pterygoid zieht und allen Xenarthra zukommt (Fig. 116).

Die Intermaxillaria sind im allgemeinen klein, entsprechend der Reduktion der Schneidezähne. Auf ganz anderem Wege können sie aber ungewöhnliche Ausbildung erlangen in der fossilen Familie der + Megatheriinae. Beim miocänen + Hapalops (Fig. 140) haben sie ebenso wie im plistocänen + Notrotherium die Form eines V, dessen divergierende Schenkel dem Maxillare aufsitzen, während der basale Schenkel weit vorspringt. Es waren hier starke Knochen, die eine bedeutende Verlängerung der Gaumenfläche über die Nasenlöcher hinaus lieferten. Bei + Grypotherium (Glossotherium) Darwini bildete der Vorderrand der großen Intermaxillaria

in der Medianlinie einen vertikalen Halbbogen, der sich an das Vorderende der Nasalia anlegt. Vermutlich war dies eine Stütze für eine muskulöse, bewegliche, hängende Oberlippe, etwa wie Rhinoceros sie hat [Reinhardt] (vgl. Fig. 148).

Am Vorderrande des Schnauzenendes, in der Umgebung der Nasenöffnung, treten zweierlei accessorische Skeletstücke auf. Zunächst das

Fig. 117.

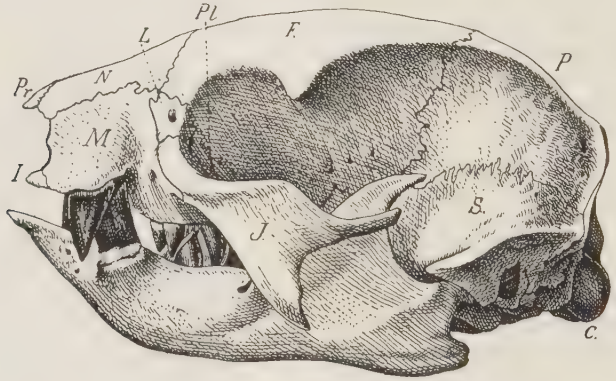


Fig. 118.

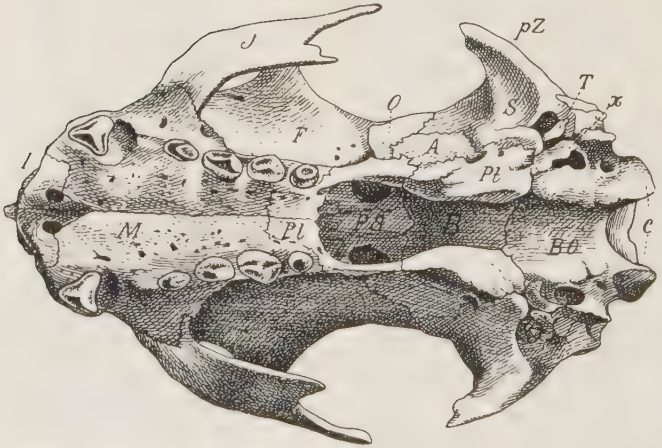


Fig. 117. Schädel von Choloepus von der Seite. Fig. 118. Von unten. Nach Burmeister. $^4/_5$ nat. Gr. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *Pl* Palatinum; *Pr* Praenasale; *Ps* Praesphenoid; *Pt* Pterygoid; *pz* Processus zygomaticus; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *x* Entotympanicum.

von Choloepus längst bekannte unpaare Os praenasale (Fig. 118), auch Os internasale genannt, im Ausschnitt der Nasalia auf der Nasenscheidewand liegend, das wohl zu den „Rüsselknochen" gehört. Bei Bradypus soll es in zwei Hälften zerfallen sein. Durchaus verschieden hiervon sind die bereits durch Cuvier im Knorpel der Nasenöffnungen beschriebenen paarigen Knochenstücke der Dasypodidae, die er als Stützknochen der

Schnauze beim Graben betrachtete. Es handelt sich um eine jederseits dem Vorderende des Intermaxillare dorsal aufliegende Knochenplatte von wechselnder Form, die hinten mit dem Maxilloturbinale membranös in Verbindung steht. Abgesehen von Tolypeutes und Priodontes stoßen beide Knöchelchen medial aneinander. Genaue Beschreibung derselben verdanken wir Wegner, der sie Ossa narialia nannte, diesem Namen den Vorzug gebend vor dem von Ornithorhynchus und den Reptilien bekannten Septomaxillare, mit dem sie homolog sind (s. Bd. I, S. 84, Fig. 60).

Die Lacrymalia sind groß bei den Myrmecophagidae, bei den übrigen recenten Formen klein. Nur die Dasypodidae haben einen gut entwickelten Jochbogen. Ganz unvollständig ist er bei den Myrmecophagidae, bei denen das Jugale nur durch einen kleinen Knochen vertreten wird, der einzig mit dem rudimentären Processus zygomaticus des Maxillare sich verbindet. Umgekehrt erreicht bei den Bradypodidae das Jugale den Processus zygomaticus des Squamosum zwar auch nicht, ist übrigens aber sehr groß und ausgezeichnet durch einen absteigenden Fortsatz, der außer von + Elotherium, einem tertiären Artiodactylen und vom plistocänen + Diprotodon (Beuteltier), nur noch von + Gravigrada und + Glyptodontidae, zwei ausgestorbenen Familien der Xenarthra bekannt ist und somit treffend auf deren Blutsverwandtschaft weist. Derselbe scheint auch bei Chlamydophorus in schwacher Andeutung vorhanden zu sein. — Das Foramen rotundum ist zuweilen (Dasypodidae) aufgenommen in das Foramen sphenorbitale. Dies liefert bei Bradypodidae auch den Durchtritt für den Nervus opticus, der sonst durch ein eigenes Foramen opticum zieht. Bei ihnen durchbohrt auch das Foramen ovale nicht das Alisphenoid, sondern entspricht einer Lücke zwischen Alisphenoid, Squamosum und Pterygoid.

Die Topographie der Cavitas glenoidea ist nach Lubosch eine schwankende. Wie bei der Mehrzahl der Marsupialia beteiligt sich an deren Bildung bei Bradypodidae einzig das Squamosum. Daß aber die mediale Begrenzung durch das Pterygoid, mit Ausschluß des Alisphenoid, die hintere Begrenzung durch das Tympanicum geschieht, ist ein Lageverhältnis, das nur bei Echidna vorkommt (s. oben). Es erfährt bei den Dasypodidae in verschiedenem Grade Änderung durch Einschieben des Alisphenoid zwischen Squamosum und Mittelohr und mediale Verlagerung des letzteren, Hand in Hand mit abnehmender Verknöcherung seiner Wandung.

Der Unterkiefer hat hohe systematische Bedeutung erlangt, namentlich für die Erkennung der fossilen Formen. Seine ursprüngliche Form zeigt der tertiäre + Peltephilus (s. Fig. 140). Der Besitz frontaler Zähne gibt ihm eine U-Form mit auffallend niedrigem Condylus. Mit Verlust der Frontalzähne und Verlängerung der Schnauze wird er in seinem symphysialen Teil V-förmig, wie bei Dasypodidae, und bei extremer Verlängerung erhält jede Kieferhälfte die Griffelform von + Stegotherium und Myrmecophaga, mit Verkümmerung ihrer Fortsätze (Fig. 99). Umgekehrt werden diese sehr hoch, so daß der Processus ascendens bei + Gravigrada und + Glyptodonten senkrecht, selbst nach vorn geneigt ist zum gleichfalls sehr hohen Körper; trotzdem behält er häufig Neigung, im symphysialen Teil verlängert zu sein wie bei Choloepus. Charakteristisch für Xenarthra ist, daß der Alveolarkanal, der in gewohnter Weise im Vorderende des Unterkiefers ausmündet, außerdem mit einer Öffnung entweder an der Außenseite oder an der Innenseite der Basis des aufsteigenden Astes ausmündet.

Die Halswirbelsäule ist ausgezeichnet durch die größte und kleinste Zahl ihrer Komponenten, die sie unter Säugetieren erreichen kann. Sie steigt bei Bradypus bis auf neun, indem die Rippen des 9. Wirbels das Sternum nicht erreichen, wohl aber beweglich bleiben, wie auch zuweilen die 8. Halsrippe nur in minderem Maße. Übrigens gilt dies auch für Tamandua, wo die Rippe des 8. Wirbels spitz endet und nur gerade das Manubrium sterni berührt, ohne mit ihm zu artikulieren, somit eigentlich nur eine lange, bewegliche 8. Halsrippe darstellt, was nur W. K. Parker scheint beobachtet zu haben. Umgekehrt hat Choloepus Hoffmanni nur sechs Halswirbel. Verschmelzung der Körper als auch der dorsalen Bogen des 2.—5. Halswirbels oder einzelner derselben zu einem „Os mesocervicale" findet bei Dasypodidae statt. Zu eigentümlicher Bewegung des Halses gibt die Art der Ankylosierung der Wirbel bei + Glyptodontia Veranlassung. Der Atlas bleibt frei, der Epistropheus verschmilzt mit den folgenden 4 Wirbeln. Dieser „mesocervikale" Komplex (I, Fig. 77, S. 106) artikuliert mit dem 7. Halswirbel, der seinerseits mit den zwei ersten Thorakalwirbeln zu einem „Triverte-bralknochen" verschmilzt, der durch ein Angelgelenk mit der übrigen Wirbelsäule artikuliert. Nach Pouchet wird hierdurch eine Winkelstellung des in den Panzer zurückziehbaren Halses erzielt, die eine auffallende Konvergenz darstellt mit den Schildkröten, die ihren Kopf in ihren Rückenpanzer zurückziehen (Fig. 119). Auch wenn man dieser Ansicht nicht huldigt, etwa unter dem Einfluß der Frage, wie sich dann wohl das Rückenmark verhalten müsse, unter solch scharfer zweimaliger Knickung der Wirbelsäule, entgeht man letzterer Schwierigkeit nicht. Analyse der möglichen Bewegungen läßt folgende unterscheiden: eine vertikale des Kopfes im atlanto-occipital-Gelenk; eine Drehung zwischen Atlas und Epistropheus; endlich in den Gelenken zwischen Meso- und Postcervikale, sowie zwischen letzterem und dem 3. thorakalen Wirbel eine ausgesprochen vertikale. Sie muß eine sehr ausgiebige sein, da die Wirbelzentra bis auf eine dünne Knochenspange geschwunden, die oberen Bogen aber und die Proc. transversi stark ausgebildet sind mit großen Gelenkflächen, welche ausgedehnte Betätigung der Schnauze zum Wühlen im Boden gestatten, der vorher durch die gewaltigen Grabpfoten aufgegraben war, auf der Suche nach unterirdischen Pflanzenteilen (Fig. 120).

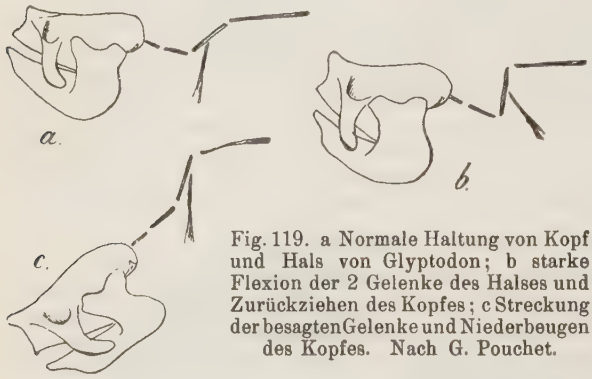


Fig. 119. a Normale Haltung von Kopf und Hals von Glyptodon; b starke Flexion der 2 Gelenke des Halses und Zurückziehen des Kopfes; c Streckung der besagten Gelenke und Niederbeugen des Kopfes. Nach G. Pouchet.

Die Rumpfwirbelsäule verhält sich nach Zahl der Wirbel sehr verschieden. Bradypus hat z. B. 14—16 thorakale und 4—3 lumbale Wirbel; bei Choloepus didactylus sind diese Zahlen 24—25 und 3—4; bei Tamandua 17—18 und 3—2; bei Dasypodidae 9—12 und 5—3. Alle stimmen aber darin überein, daß, wenn auch bei Bradypodidae nur angedeutet, die Lumbal- und hinteren Thorakalwirbel, außer durch die gewohnten Zygapophysen,

auch noch durch accessorische Gelenkhöcker mit Gelenkgruben artikulieren, welche der vorabgehende Wirbel trägt (I, Fig. 79 u. 80, S. 109). Diese accessorischen Zygapophysen, deren Zahl auf drei vordere und drei hintere Paare steigen kann, gehen vom Gelenkteil des Bogens aus. Diese sehr charakteristische, bis auf 6 vermehrte Gelenkung nennen wir mit Gill „xenarthral", im Gegensatz zur „nomarthralen" der übrigen Säuger, die somit auch bei den Orycteropodidae (Tubulidentata) und Manidae (Pholidota) gefunden wird. Man hat diese beiden Ordnungen (s. oben S. 186) daher auch wohl als Nomarthra vereinigt. Dies hat natürlich nur Sinn, wenn man sie den „Edentata" unterordnet und eben wegen dieses normalen Verhaltens, das an und für sich kein unterscheidendes Merkmal ist, in

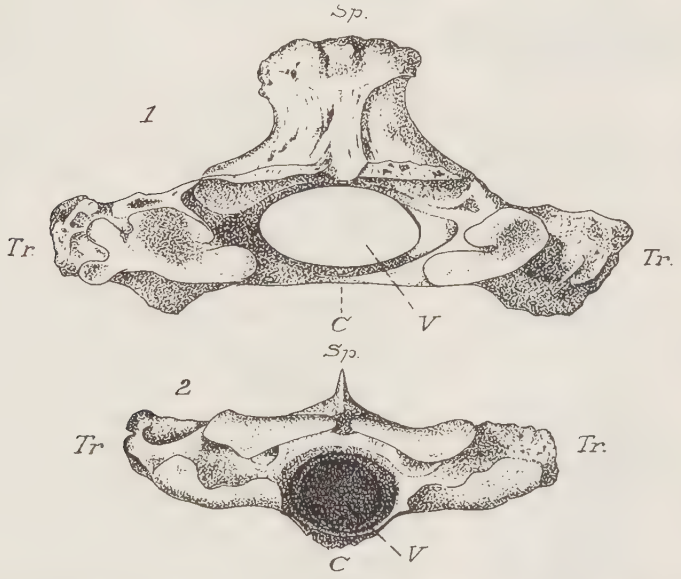


Fig. 120. Glyptodon clavipes. 1 Ansicht des Postcervicale von hinten. 2 Ansicht der Brustwirbelröhre von vorn. *C* Wirbelzentrum; *Sp* Processus spinosus; *Tr* Proc. transversus; *V* Wirbelkanal. $^1/_2$ nat. Gr. Nach Janensch.

Gegensatz bringt zu den südamerikanischen Edentata, die durch diese xenarthrale Gelenkung charakterisiert und als Ordnung der Xenarthra zu bezeichnen sind. Speziale Änderung infolge des Rückenpanzers erlitten die lumbalen Wirbel der Dasypodidae, deren Metapophysen sich weit nach vorn und außen erstrecken. Bei den fossilen + Glyptodontidae, deren Panzer meist unbeweglich war, ankylosierte gar die Mehrzahl der thorakalen Wirbel zu einer Röhre, die durch ein schwaches Gelenk verbunden war mit den ebenfalls zu einem Komplex verwachsenen Lendenwirbeln, die ihrerseits verwachsen waren mit Becken und Sacrum, die lumbalen Wirbel verbanden sich mit dem Sacrum (s. Fig. 141). Letzteres bildet im übrigen bei den Xenarthra einen Komplex durch Ankylosierung sakraler und pseudosakraler Wirbel, der bei Tolypeutes und Priodontes bis 13 Wirbel umfassen kann. Hierbei fällt namentlich auf die Verbreiterung und Verschmelzung

der Processus transversi der pseudo-sakralen Wirbel, die eine ausgedehnte Verbindung eingehen mit dem Ischium und dadurch die Incisura ischiadica in ein von Knochen umgebenes Foramen sacro-ischiadicum verändern. Das Maximum der Veränderung erleidet das Becken und die sakralen und die pseudosakralen Wirbel bei Chlamydophorus, dessen Schwanzschild auf das innigste mit dem Becken und den pseudosakralen Wirbeln sich verbindet (Fig. 121).

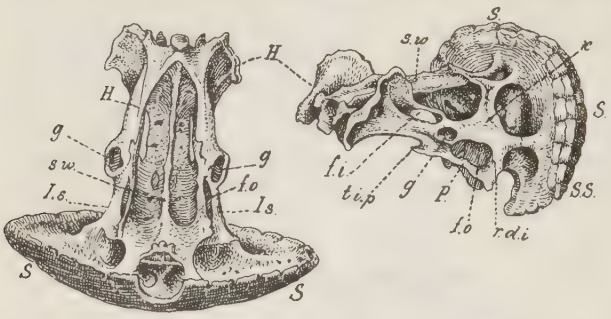


Fig. 121. Becken und Schwanzschild von Chlamydophorus truncatus Harl. Nach Hyrtl, nat. Gr. Links von der Ventralfläche, rechts von der rechten Seite gesehen. *fi* Foramen ischii; *fo* Foramen obturatum; *g* Gelenkpfanne; *H* Ilium; *Is* Ischium; *P* Pubis; *rdi* Ramus descendens ischii; *S* Schwanzschild, oberhalb *SS* durch ein Sustentaculum mit dem Ischium verbunden; *sw* Sakralwirbel; *tip* Tuberculum ileo-pubicum; *x* Ramus ascendens ischii.

Die Schwanzwirbelsäule ist die denkbar verschiedenste. Äußerst verkürzt (bis auf 6 Wirbel) bei den Faultieren, ist sie bei Chlamydophorus ausgezeichnet durch zunehmende Verbreiterung der Processus transversi der ungefähr 15 Wirbel, so daß der abgeplattete Schwanz nach dem Ende zu verbreitert ist. Der lange Schwanz der Myrmecophagidae wird bei Tamandua und Cyclopes (Cyclothurus) zu einem echten Wickelschwanz. In Verbindung mit dem Schwanzpanzer sind bei Dasypodidae die Processus transversi und die Hämapophysen stark ausgebildet. Letztere fehlen aber ebensowenig den Myrmecophagidae.

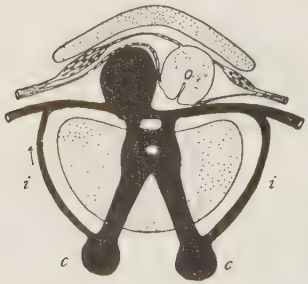


Fig. 122. Querschnitt durch einen Wirbel von Choloepus und Schema der Anordnung der zum Wirbelkanal führenden Venen. Nach de Burlet. *c* Die beiden hinteren Hohlvenen, aus denen die Venae basi-ventrales entspringen, den Wirbelkörper durchqueren und ihr Blut in die Wirbelkanalvene ergießen. Letztere ist so mächtig, daß sie das Rückenmark zur Seite drängt. In sie münden auch die Intervertebralvenen *i*, welche mit den Spinalnerven durch die Intervertebrallöcher eintreten. Der Pfeil gibt den umgekehrten Stromlauf in denselben an.

Eine Besonderheit der Wirbel ist, daß bei Bradypodidae und + Gravigrada (s. unten) die Centra namentlich der hinteren Thorakal- und der Lumbalwirbel durch einen Kanal durchbohrt werden, der auf der Ventralfläche mit einer, meist zwei weiten Öffnungen beginnt und im Vertebralkanal ausmündet. Hierdurch ziehen basi-vertebrale Venen zu einem im Wirbelkanal gelegenen Venenstamm von solchem Umfang, daß er das Rückenmark zur Seite schiebt und die Form der Wirbel beeinflußt, wie de Burlet (1922) darlegte (Fig. 122).

Am Sternum ist der Processus xiphoides von bedeutender Länge bei den Myrmecophagidae. Bemerkenswerter und ein Zeichen von Verwandtschaft ist, daß bei

den Xenarthra die mesosternalen Segmente unter sich und von dem Pro- und Xiphisternum durch synoviale Spalten getrennt werden. Bei Myrmecophagidae haben die Rippen das einzig dastehende Verhalten — von dem auch die Dasypodidae Andeutung zeigen —, daß die Sternalrippen mit einer Gelenkfläche artikulieren, die zwischen zwei benachbarten Sternalsegmenten liegt und mit einer anderen Gelenkfläche, die einem ventralen Fortsatz eben dieser Segmente angehört. Die Sternalrippen endigen demnach kurz zweiästig [W. K. Parker] (Fig. 123). Die vertebralen Rippen, deren Zahl also bei Choloepus bis 25 erreicht und damit die höchste Zahl unter Säugern, sind bei Cyclopes nach hinten stark verbreitert und überdecken den Vorderrand der nachfolgenden Rippe. Außerordentlich kurz und breit ist die 1. Rippe der Dasypodidae. Über das Os sterno-costale und die sogenannte Costa intermedia der Xenarthra vgl. Bd. I, S. 117.

Die Clavicula fehlt nur den ausgestorbenen Glyptodontidae, ist bei recenten Xenarthra stets vorhanden, aber nur bei Dasypodidae und Choloepus gut ausgebildet. Auffallend ist daher, daß sie bei Bradypus trotz der mit Choloepus vollständig übereinstimmenden, arboricolen Lebensweise so klein ist, daß sie das Sternum nicht erreicht. Auch bei dem auf Bäumen lebenden Cyclopes (Cyclothurus) ist sie nur mäßig entwickelt; bei der gleichfalls arboricolen Tamandua aber und bei der durchaus terrestren Myrmecophaga liegt ihr Rudiment in den Muskeln eingebettet. Besonderheiten in der Verbindung der Clavicula mit dem Acromion stehen damit in Zusammenhang, daß das Acromion bei Xenarthra ein großer Fortsatz ist, der bei Choloepus dauernd, bei Bradypus wenigstens in der Jugend mit dem Coracoid (Processus coracoideus) sich verbindet. Dieses ist bei Myrmecophagidae und Bradypodidae ungewöhnlich groß und verbindet sich mit dem präskapularen Rande derart, daß die Incisura coraco-scapularis zu einem Foramen gleichen Namens geschlossen wird (I, F. 96 und 97, S. 124).

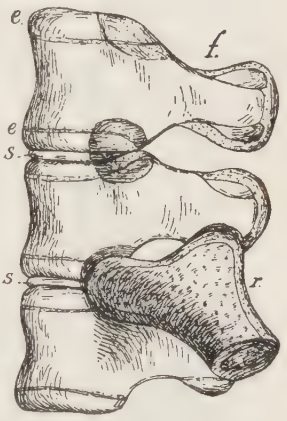


Fig. 123. Drei mesosternale Segmente von Tamandua tetradactyla von der Seite. Nach W. K. Parker. Jedes Segment mit Epiphysen (*e*). Symphysen (*s*) und Fortsatz (*f*), mit welchem sowie mit zwei benachbarten mesosternalen Segmenten der Rippenknorpel (*r*) artikuliert.

Endlich verdient vom großen, hakig gebogenen Acromion der Dasypodidae hervorgehoben zu werden, daß es zuweilen eine Gelenkfläche für den Humerus darbietet, welche gelenkige Verbindung wohl mit der Grabfunktion der Vorderextremität, die einen gut befestigten Humerus verlangt, in Verbindung zu bringen ist (I, Fig. 90, S. 119). Letzterer hat bei allen Xenarthra ein Foramen entepicondyloideum, mit Ausnahme von Bradypus, bei dem es nur bei Br. torquatus vorkommt, dessen Humerus sich durch seine Länge und Schlankheit auszeichnet. Schon weniger bei Choloepus, und bei den übrigen, namentlich den Dasypodidae, hat er kräftige Muskelleisten und eine einseitige birnförmige, proximale Gelenkfläche. Radius und Ulna sind stets frei, haben aber nur beschränkte pronatorische und supinatorische Bewegung. Im erwachsenen Carpus ist nur bei Tamandua ein Centrale nachgewiesen [Baur]. Scaphoid und Lunatum sind stets

getrennt. Nach gewöhnlichem Typus ist der Carpus von Myrmecophaga gebaut, nur dehnt sich von den 5 Fingern der III. durch seine bedeutende Größenzunahme auf das Hamatum aus. Diese Größenzunahme wird bei Cyclopes enorm und hat Verschmelzung von Trapezoid, Capitatum und Hamatum zur Folge und Reduktion der übrigen Finger, wie Fig. 125 andeutet.

Dieses Vorwiegen des 3. Fingers, wenn auch nicht immer in der Länge, dann doch durch kräftigeren Bau und Bewaffnung mit großer Grabkralle, findet sich bei allen Dasypodidae in sehr verschiedener Ausbildung, die auch zu Unterdrückung des 1. und 5. Fingers führen kann (Tolypeutes), während bei Dasypus (Tatusia) der 5. klein geworden oder ganz in Wegfall gekommen ist. Stets artikuliert bei ihnen Metacarpale V mit Hamatum und Triquetrum (Ulnare). Im übrigen läßt sich in der Hand der Gürteltiere zweierlei Bautypus unterscheiden. Bei Tatusia sind der 1. und 4. Finger gleichlang, aber kürzer als der 2. und 3., die fast gleichlang sind. Bei allen übrigen Gürteltieren ist der 1. und 2. Finger schlank. Beide haben die Tendenz, die in Priodontes ihr Maximum erreicht, gleichlang zu werden, aber in Dicke ganz zurückzutreten gegenüber dem 3. und 4. Finger, die außerordentlich breite, aber kurze Metacarpalia und Phalangen bekommen und Neigung haben, zu ungeheurer Ausbildung der Nagelphalanx und Unterdrückung der proximalen Phalanx. In der stark verschmälerten, langgestreckten Hand der Faultiere, die in langen, gebogenen Krallen endigt, ist bei Choloepus der 5. Finger ganz verloren, vom 1. und 4. sind nur noch Reste der Metacarpi vorhanden. Sie sind syndaktyl, d. h. durch gemeinschaftliche umhüllende Haut verbunden mit dem 2. und 3. Finger, die lang sind trotz der Kürze der 1. Phalanx. Letztere ist bei Bradypus, wo der 2.—4. Finger gleichgut entwickelt, vom 1. und 5. aber nur noch metacarpale Reste vorhanden sind, mit den bezüglichen Metacarpi ankylosiert.

Fig. 124.

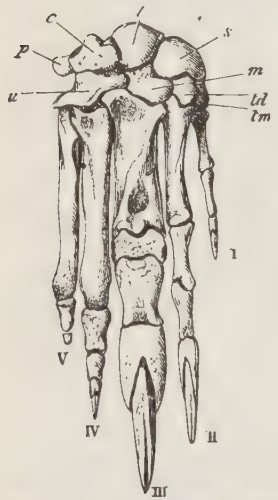


Fig. 124. Hand von Myrmecophaga jubata. *c* Triquetrum; *l* Lunatum; *m* Capitatum; *p* Pisiforme; *s* Scaphoid; *td* Trapezoid; *tm* Trapezium; *u* Hamatum; *I*—*V* 1.—5. Finger.

Fig. 125.

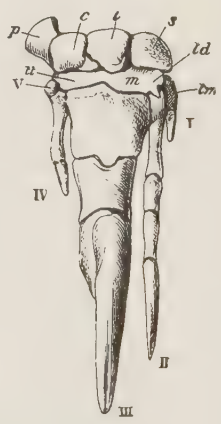


Fig. 125. Von Cyclopes didactylus. Nach Flower. Trapezoid, Capitatum und Hamatum sind hier zu einem Knochen verschmolzen durch enorme Ausbreitung des 3. Fingers. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 124.

Nur die Dasypodidae, ebenso wie die fossilen + Glyptodontidae, in deren pentadaktyler Hand meist der 1., häufig auch der 5. Finger verkümmert ist, gebrauchen die Vorderextremität in rein plantigrader Weise, abgesehen von Tolypeutes, der digitigrad sein soll. Die Myrmecophagidae

haben dagegen die Gewohnheit, beim Gehen die Körperlast auf den Außenrand der Hand zu verlegen und den langbekrallten 2. und 3. Finger eingeschlagen zu tragen. Offenbar war dies auch die Gepflogenheit der fossilen Gravigrada, die dementsprechend verdickte und teilweise verschobene ulnare Metacarpalia hatten mit rudimentären Phalangen, und deren Scaphoid und Lunatum eine schräge Gelenkfläche mit dem Radius darstellt, während das Triquetrum mit der Ulna artikuliert.

Vom Becken wurde bereits hervorgehoben, daß es durch knöcherne Verbindung der Ischia mit den pseudosakralen Wirbeln ein Foramen sacroischiadicum bildet. Seine Symphyse ist kurz, desgleichen das ganze Becken der Bradypodidae, das vorn weit geöffnet ist. Dies war namentlich bei + Gravigrada und + Glyptodontidae der Fall, indem die Ilia fast senkrecht zur Körperachse nach außen gerichtet waren, ähnlich wie bei den Elefanten, somit teilweise wohl als Ausfluß des Körpergewichtes, das den Lebensgewohnheiten gemäß namentlich auf die Hinterextremitäten verlegt (I, Fig. 105, S. 140) wurde, wodurch Entlastung der vorderen zu ausgiebiger Grabfunktion erzielt wurde.

Fig. 126.

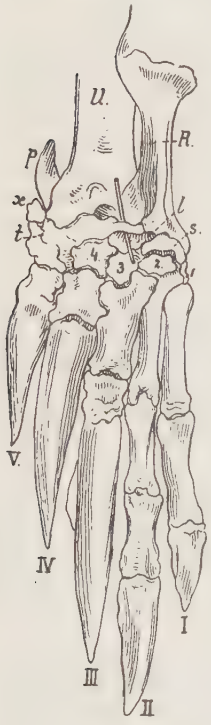


Fig. 126. Rechte Hand von Chlamydophorus truncatus Harl.; von der Dorsalfläche ca. 3 ×. Nach Hyrtl. *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *t* Triquetrum; *P* Pisiforme; *x* accessorischer Knochen; *1, 2, 3, 4* Trapezium, Trapezoid, Capitatum, Hamatum; *I*—*V* 1—5. Finger. Eine Sonde ist durch den Kanal für den Musc. extensor digitorum communis gesteckt.

Fig. 127

Fig. 127. Rechter Fuß von Bradypus tridactylus, von oben. *c* Calcaneus; *t* Talus; *a* verschmolzene distale Tarsalia und Metatarsalia. Der Vorsprung jederseits entspricht der rudimentären 1. und 5. Zehe Die übrigen haben im erwachsenen Zustand nur 2 Phalangen.

Der Trochanter tertius fehlt den Bradypodidae und Myrmecophagidae, konnte aber bei deren fossilen Verwandten, den + Gravigrada, auftreten, oder ist, wie bei Myrmecophagidae, durch eine Muskelleiste vertreten. Die Glyptodonten haben ihn in enormer Ausbildung; stark ist er auch bei den Dasypodidae. Burmeister beschrieb von den + Gravigrada als Sepiculum einen halbmondförmigen Knochen zwischen Tibia und dem lateralen Condylus des Femur, welcher der Parafibula [Banchi] entspricht (S. 53 und I, S. 144). Tibia und Fibula sind nur bei Dasypodidae ebenso wie bei zahlreichen + Gravigrada, proximal und distal verschmolzen, während sie bei den übrigen Xenarthra getrennt sind und bei den Bradypodidae selbst ein außergewöhnliches Maß einwärts gerichteter Rotation zulassen. Ebenso wie die Hand nimmt auch der Fuß bei ihnen Valgusstellung an beim hilf-

losen Gehen auf dem Boden und erfuhr ausgedehnte Verschmelzung der distalen Elemente und der Metatarsalia (Fig. 127). Der Fuß der übrigen Xenarthra ist plantigrad und von normaler Konstruktion. Nur bei Cyclopes bildet das große Tuber calcanei zusammen mit einem tibialen „Sesambein" (I, S. 148), das mit einem ausgedehnten Entocuneiforme gelenkt, die Stütze eines elastischen Kissens mit Hornüberzug, das zusammen mit den Zehen, von denen die 4 lateralen lange Krallen tragen, den Fuß beim Klettern zu einem Greiforgan ganz eigener Art machen.

Offenbar setzten die + Gravigrada, wie die Hand, so auch den Fuß auf die Außenseite. Dementsprechend ist das Talo-tibialgelenk schräg gerichtet und sind die Metatarsi der lateralen Zehen auffällig dick, ebenso wie das seitlich prominierende Tuber calcanei.

Das Gehirn bleibt bei den Xenarthra auf einer niederen Stufe stehen, hat demgemäß nur gering entwickeltes Pallium, welches das Cerebellum unbedeckt läßt und nur wenig zahlreiche Sulci. Stets aber erfreuen sich die Bulbi olfactorii und weiteren Teile des zentralen Riechapparates außerordentlich hoher Entwicklung. Bei Myrmecophaga begrenzt sie eine noch horizontale Fissura rhinalis anterior, der sich die Fissura rhinalis posterior, die schräg nach hinten und unten gerichtet ist, unter einem Winkel anschließt. Oberhalb desselben liegt die Fossa sylvii. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei den Bradypodidae vor. Die Dasypodidae dagegen — soweit sie bekannt sind — haben so unvollständige Fissurae rhinales, daß dieselben einander nicht treffen. Dem entspricht auch das Pallium. Bei Chlamydophorus, dem selbst die Fissurae rhinales fehlen, besitzt es nur den Sulcus hippocampi. Alle übrigen Gürteltiere weisen außerdem noch einen kurzen Sulcus auf, der sich mit dem Vorderende der Fissura rhinalis posterior verbindet. Oberhalb dieser Verbindung liegt meist noch ein anderer Sulcus, der vielleicht dem Sulcus supra-sylvius anderer Säuger homolog ist, wie Elliot Smith darlegte. Nach diesem Forscher haben die zahlreicheren Sulci bei Myrmecophaga, deren Pallium überhaupt besser entwickelt ist, wie auch die mehr ventrale Lage der Fissurae rhinales anzeigt, große Übereinstimmung mit denen der Carnivora, nur daß der für diese so charakteristische Sulcus cruciatus fehlt. Auch für Bradypodidae hebt er die Analogie mit der Konfiguration des Pallium kleiner Carnivora hervor.

Von Sinnesorganen erheischt zunächst das Geruchsorgan Besprechung. Dessen periphere Teile entsprechen der hohen Ausbildung, die das Riechzentrum erkennen läßt. Beide stempeln die Xenarthra zu hervorragenden Makrosmatikern. Dies gilt namentlich für die Dasypodidae, bei denen die Lamina cribrosa fast ein Drittel der Basis der Schädelhöhle bildet. Offenbar galt es auch für die + Glyptodontidae, wie die hohe Ausbildung der Skeletteile des peripheren Geruchsorgans zeigt (I, Fig. 157, S. 213). Es können acht Endoturbinalia mit neun Riechwülsten auftreten, was in Verbindung mit dem großen, eingerollten, an seiner Basis pneumatischen Nasoturbinale das ganze Siebbein sehr umfangreich macht. Die pneumatische Höhle des Nasoturbinale steht in Verbindung mit dem Sinus maxillaris, der sich in das Maxillare, Frontale, Nasale und Lacrymale ausdehnt. Das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei Myrmecophaga vor, nur hat hier das Maxilloturbinale einfache Windung. Den Bradypodidae kommen sieben Riechwülste zu. Das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden, teilweise pneumatisiert vom mittleren Nasengange

aus zugleich mit dem Maxillare [Paulli], außerdem kommunizieren andere Höhlen mit der Regio olfactoria.

Das verschiedene Verhalten der Trommelhöhle wurde bereits erwähnt. Der äußere Gehörgang der Dasypodidae ist höchstens in ganz untergeordneter Weise eine Fortsetzung des Tympanicum; der Hauptsache nach entsteht er aus Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges, wofür auch die Verbindung mit der knorpeligen Ohrmuschel spricht. Auffällig ist die bedeutende Größe der letzteren bei Dasypodidae trotz der teilweise unterirdischen Lebensweise. Nur bei Chlamydophorus ist sie dementsprechend auf eine kleine Öffnung reduziert, mit dahinter gelegener Hautfalte, während sie umgekehrt bei Bradypodidae und Myrmecophagidae, die sich niemals eingraben, klein und teilweise unter den Haaren versteckt ist. Die beiden letztgenannten Abteilungen haben zwei und eine halbe Windung der Schnecke, Dasypus nur zwei. Von den Gehörknöchelchen kann der Stapes bei Bradypodidae und unter Dasypodidae bei Tolypeutes sich dem Sauropsidenzustand nähern durch ganze oder teilweise Verschmelzung der Crura und durch die Form von Kopf und Fußplatte.

Vom Auge verdient nur hervorgehoben zu werden, daß, soweit untersucht, ein Tapetum lucidum dem meist kleinen Auge fehlt. Bei Dasypodidae tritt, wohl als Schutzorgan des Auges beim Graben, eine mit oder ohne Schuppen und langen Borsten bedeckte Hauterhebung unterhalb des unteren Augenlides auf, mit einem Muskelbündel, welches das Organ dem Auge zu nähern vermag. In Verbindung hiermit und mit der Dickhäutigkeit des steifen unteren Lides steht wohl, daß ein Musculus depressor palpebrae inferioris auftritt, der zusammen mit dem Musculus rectus inferior entspringt und vom Nervus oculomotorius innerviert wird. Eine Hardersche Drüse ist vorhanden.

Das Gebiß ist charakterisiert durch Reduktionserscheinungen, die ihr Maximum bei den Myrmecophagidae erreichen, deren Gebiß so vollständig geschwunden ist, daß selbst das Auftreten von Zahnanlagen noch stets zweifelhaft ist. Alle übrigen Xenarthra haben immerwachsende Zähne mit offenbleibender Pulpahöhle; bei allen ist — im Gegensatz zu Orycteropus — die einzige Pulpa zentralisiert und um sie bildet sich das Zahnbein, das im Zentrum des Zahnes durch das Verhalten der Blutgefäße den Charakter von Vasodentin trägt. Schmelz fehlt stets, ein Schmelzkeim wird aber angelegt, jedoch ohne Schmelz zu produzieren, obwohl bei Dasypodidae selbst eine Schmelzpulpa noch zur Ausbildung kommt [Ballowitz, Röse], die aber Bradypus abgeht [Leche]. Wichtig ist, daß bei + Ganodonta, die nach Wortman als Vorläufer der recenten Xenarthra zu gelten haben, die Reduktion des Schmelzes sich stufenweise verfolgen läßt (s. unten S. 236). Gewöhnlich haben die Zähne einen Mantel von Zement um das Dentin, an dem sich häufig, namentlich auch bei den Gravigrada, eine innere weiche, gefäßreiche Lage von einer äußeren, härteren Lage unterscheiden läßt.

Das Gebiß ist weiter bei recenten Formen homodont, so jedoch, daß schwache Heterodontie noch hier und da bemerkbar ist und bei Dasypus (Tatusia) noch deutlich durch zweispitzige hintere Zähne im Milchgebiß in die Erscheinung tritt. Ein Milchgebiß ist zwar meist unterdrückt, wurde aber von Dasypus (Tatusia) durch Tomes längst nachgewiesen und später durch Kükenthal von Euphractus (Dasypus) villosus genauer untersucht. Er stellte von letzterem wenigstens das Auftreten zweier Dentitionen fest,

obwohl es noch fraglich ist, ob auch Zahnwechsel stattfindet. Bei Dasypus (Tatusia) werden von den sieben bis neun permanenten Zähnen die sechs, meist sieben vorderen, gewechselt. Reinhardt fand vor diesen im Unterkiefer fünf weitere verkalkte kleine Zähne, die im Zahnfleisch verborgen bleiben und resorbiert werden. Vor diesen fand nun Leche weitere drei,

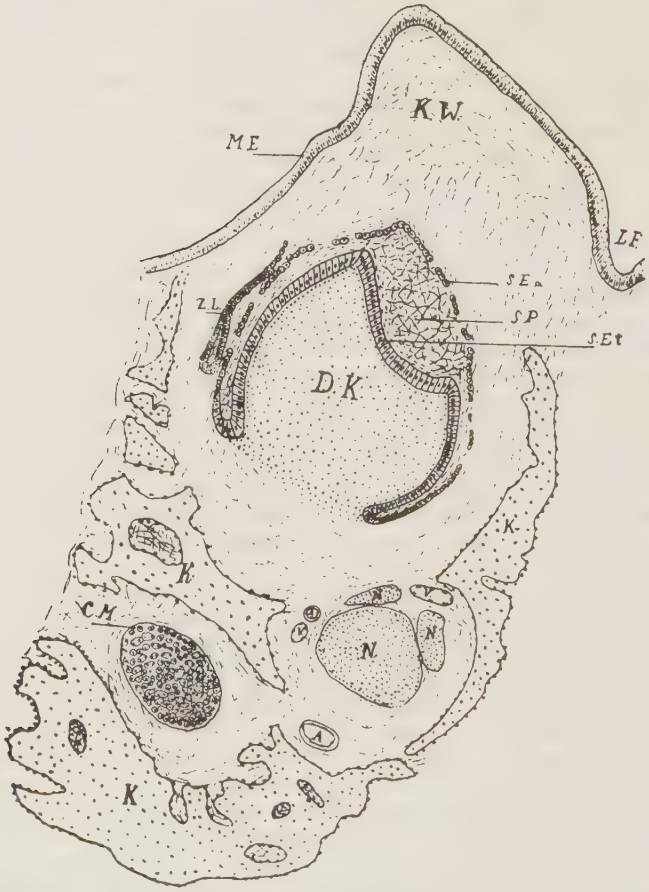


Fig. 128. Dasypus (Tatusia) novemcinctus. Schnitt durch den Kiefer in der Höhe des 4. Backzahnes. Nach Röse. *A* Arteria mandibularis; *CM* Meckelscher Knorpel; *DK* Dentinkeim; *K* Kieferknochen; *KW* Kieferwall; *LF* Lippenfurche; *ME* Epithel des Zahnfleisches; *N* Nervus mandibularis; *SEa* Äußeres, *SEi* Inneres Schmelzepithel; *SP* Schmelzpulpa; *V* Vena mandibularis; *ZL* Zahnleiste.

die es nur bis zum kappenförmigen Stadium bringen. Alles spricht dafür, daß diese beiden Gruppen von rudimentären Zähnen derselben Dentition angehören, wie die sieben, seltener nur 6 oder gar 8 „Milchzähne". Im Oberkiefer resp. Zwischenkiefer wurden sie nicht angetroffen und würde somit die Zahnformel lauten: $\frac{\overset{7\ 1-2}{7}}{[3]\ (5)\ \underset{7\ 1-2}{7\ 1-2}}$, wobei (5) die verkalkten, [3] die

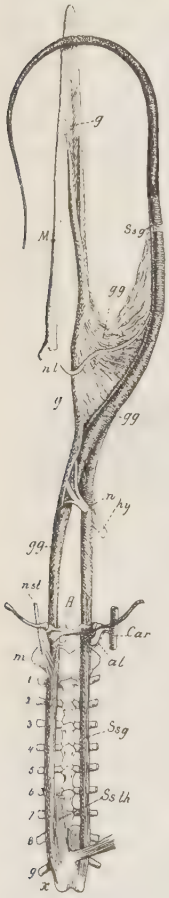
nur kappenförmigen rudimentären Zähne bedeutet. Alle 15 Zähne einer Unterkieferhälfte würden wir aber mit Leche der 1. Dentition zurechnen. Deren hohe Zahl erinnert somit an die 20—25 permanenten Zähne jeder Kieferhälfte von Priodontes.

Für die Auffassung des Gebisses der Xenarthra ist vielleicht nicht unwichtig, daß bei Euphractus (Dasypus) sexcinctus L. sich oben 9 Zähne finden, von denen die mittleren die stärksten sind und der 1., der übrigens — wenn auch kleiner — den übrigen gleicht, im Zwischenkiefer sitzt und als I anzusprechen ist. Im Unterkiefer finden sich 10 Zähne. Die beiden ersten liegen vor dem oberen I. Dementsprechend ist der untere I_2 nur an seiner Hinterfläche abgenutzt, der erste gar nicht, und kann man die Zahnformel $I\frac{1}{2}$ $M\frac{8}{8}$ annehmen. Auftreten von unzweifelhaften Incisivi ist denn auch für das frühtertiäre primitive Gürteltier + Peltephilus Amegh. unzweifelhaft festgestellt (Fig. 140).

Unter den Faultieren hat Choloepus $\frac{5}{4}$ Zähne, von denen oben und unten der vorderste, von den übrigen durch ein Diastem getrennt, caniniform vorragt, der obere jedoch vor dem unteren liegt im Gegensatz zu den Canini der übrigen Säuger (Fig. 117). Bei Bradypus, bei dem gleichfalls vor der Geburt die Zähne durchbrechen, sind im erwachsenen Gebiß $\frac{5}{4}$ von ungefähr gleicher Größe und ist oben der 2. der größte. Unten tritt beim jungen Tier vor den 4 bleibenden ein hinfälliger Zahn auf. Der Entdecker desselben, Brants, — nach ihm haben Leche und Simon den Befund bestätigt — homologisiert denselben mit dem 1. unteren großen Zahn von Choloepus und schreibt dessen Zahnformel $I\frac{0}{0}$ $C\frac{1}{1}$ $M\frac{4}{3}$ und die von Bradypus demgemäß $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $M\frac{4}{4}$. Hiergegen ist einzuwenden, daß der 1. Unterkieferzahn von Choloepus zwischen dem 1. und 2. oberen liegt, der hinfällige erste bei Bradypus aber vor dem 1. oberen. Danach hätte man die Formel eher zu schreiben für Choloepus: $\frac{0.\ 1.\ 4}{0.\ 0.\ 4}$ und für Bradypus $\frac{0.\ 1.\ 4}{0\ (1)\ 4}$, wobei (1) den hinfälligen, als $\bar{c}$ zu deutenden Zahn andeutet. Die Deutung dieser Zähne erscheint mir noch nicht abgeschlossen, wenn man im Auge behält, daß auch bei + Scelidotherium leptocephalum, mit der Zahnformel $\frac{5}{4}$, das doch, wenn auch entfernt, in der Vorfahrenreihe der Bradypodidae liegt, ausnahmsweise vor dem 1. unteren ein überschüssiger Zahn auftreten kann [Burmeister]; daß ferner Leche bei Bradypus im Oberkiefer vor den 5 normalen permanenten Zähnen ein verkalktes Zähnchen entdeckte. Es liegt labialwärts von den übrigen, wodurch Leche auf die Möglichkeit hinweist, daß die 5 permanenten der zweiten Dentition homolog wären. Dies wäre die letzte Spur einer früheren Diphyodontie. Offenbar hat Reduktion des Gebisses von vorne her stattgehabt, ähnlich wie dies die + Ganodonta, die von Wortman und anderen für frühtertiäre Vorläufer der Xenarthra gehalten werden, bezüglich ihrer I deutlich zeigen. Desgleichen die späteren + Gravigrada; sowie endlich die den Vorfahren der Myrmecophagidae nahestehenden Formen, von denen + Scelidotherium $\frac{5}{4}$, das verwandte + Notrotherium (Coelodon) $\frac{4}{3}$ Zähne hat, und zwar in solcher An-

Fig. 129. Dasypus novemcinctus. Die zweiwurzeligen Milchzähne a in ihrer Lage und darunter b die bleibenden Zähne. × 2. Nach Tomes.

ordnung, daß Schwund von vornher anzunehmen ist. Dieser Schwund geht Hand in Hand mit Umbildung und Rückbildung der Intermaxillaria, denen wir in verschiedener Gestalt, und in maximo bei den Bradypodidae, bei den Xenarthra begegnen. Dies war vermutlich eine Folge der insectivoren, insonderheit myrmecophagen Diät, die überhaupt zu Rückbildung des Gebisses führte. Zunächst zu Verlust des Schmelzes, dann zur vereinfachten Griffelform der Zähne (+ Stegotherium) und endlich zum totalen Verlust derselben (Myrmecophagidae). Vor diesem Stadium findet aber bei + Gravigrada Änderung der Diät statt zur Herbivorie, die schließlich zur Phyllophagie führte wie auch bei ihren Nachkommen den Faultieren. Dafür waren Kauzähne benötigt. Das Material dazu mußten die bereits stark reduzierten, schmelzlos gewordenen Zähne liefern. Der Schmelz kam nicht zurück. Permanentes Wachstum und Vergrößerung der Zähne mußte dafür die Vergütung liefern.



Weisen die „Eckzähne" von Choloepus schon auf Heterodontie, noch deutlicher wird sie beim jugendlichen Bradypus, wo der letzte untere Zahn zweispitzig ist, mit höherer lingualer und kleinerer labialer Spitze [Leche]. Heterodontie äußerte sich auch bei fossilen Formen: so bei + Megalonyx durch Größe des vordersten Zahnes, der bei + Lestodon die Gestalt eines großen Eckzahnes hat; ferner bei + Propalaeohoplophorus und + Chlamydotherium, wo die vorderen Zähne einfach, die hinteren, nach Art der + Glyptodontidae, kompliziert gebaut sind (s. unten).

Bekanntlich kommt bei den Myrmecophagidae der Zunge bei der Nahrungsaufnahme eine sehr bedeutende Rolle zu. Sie ist wurmförmig verlängert, weshalb diese Tiere früher vielfach mit den Pholidota zur Abteilung der Vermilinguia vereinigt wurden (s. S. 177). Sie wird durch starke Musculi sterno-glossi teilweise in eine Scheide zurückgezogen und durch komplizierte Musculi genioglossi weit aus der engen Mundöffnung hervorgestreckt.

Fig. 130. Zunge von Myrmecophaga jubata. Nach G. Pouchet. *at* Arteria lingualis; *Car* Carotis; *g* Musc. genio-glossus; *gg* M. sterno-glossus; *H* Hyoid; *M* Mandibula; *m* Manubrium sterni; *n hy* Nerv. hypoglossus; *Ssg* Musc. sterno-glossus; *Stth* M. sterno-thyreoideus; *x* Processus xiphoideus; *1—9* Sternalsegmente; *nst* Nervus sterno-glossus = N. cervicalis I; *nl* Nerv. lingualis.

Hierbei wird sie von dem Sekrete der enormen Glandulae submaxillares und sublinguales, welche am Mundhöhlenboden ausmünden, bedeckt und geeignet, Ameisen und Termiten durch Ankleben zu fangen. Bei deren Bewältigung helfen zahlreiche kleinste, verhornte, rückwärts gerichtete Papillen. Bei Gürteltieren ist die Zunge weit weniger vorstreckbar, die Speicheldrüsen sind aber gleichfalls gut entwickelt, auch sind im Gegensatz zum glatten Gaumendach der Myrmecophagidae, die Gaumenleisten stark ausgebildet. Gewöhnliches Verhalten zeigt die Zunge der Bradypodidae mit nur zwei Papillae vallatae, wie auch bei den übrigen Xenarthra.

Unter den Xenarthra haben die mit Insecten und dergleichen sich nährenden Myrmecophagidae und Dasypodidae einen einfach gebauten Magen, der auch darin mit dem typischen Säugetiermagen übereinstimmt, daß die Fundusdrüsenregion die Pylorusdrüsenregion überwiegt. Den Dasypodidae kommt eine Cardiadrüsenregion nur in unbedeutender Ausdehnung zu. Am Pylorus verdickt sich die Muskelwand zu einem starken Sphincter; bei Myrmecophaga gesellt sich demselben elastisches Gewebe zu, wodurch der Pylorus sich vom übrigen Magen stark abhebt und mit seiner unmäßig dicken Wand eine enge Röhre umschließt, die eine Art Triturationsorgan darstellt.

Die außergewöhnliche Komplikation des Magens der Bradypodidae ist vermutlich die, infolge von ausschließlicher Blattnahrung fortgesetzte exzessive Ausbildung eines Zustandes, der wohl bei Megatheriidae, die auch von pflanzlicher Nahrung lebten, bereits angebahnt war. In höchster Ausbildung bei Bradypus unterscheiden wir hier einen kardialen Magen, der zunächst aus drei ganz unvollständig voneinander abgegrenzten, neben-

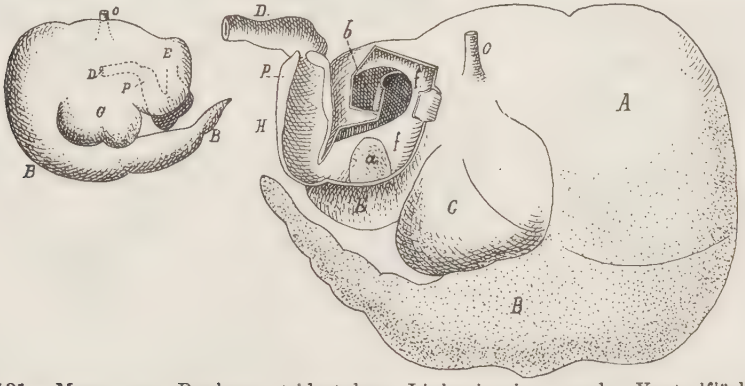


Fig. 131. Magen von Bradypus tridactylus. Links in situ von der Ventralfläche gesehen; rechts von der Dorsalfläche nur mit umgelegtem pylorialen Teil p. D Duodenum; O Ösophagus. Weitere Erklärungen im Text.

einander liegenden Unterabteilungen (A. C. E. Fig. 131) besteht, in welche der Ösophagus (O) sich öffnet und deren Wand mit verhorntem Epithel bedeckt ist. Aus der rechten Unterabteilung geht ein hornförmig nach links gebogener Blindsack B hervor, der ausschließlich Cardiadrüsen in scharfer Abgrenzung enthält und etwa ein Drittel der Magenoberfläche umfaßt. In diesen Cardiamagen wird die Blättermasse aufgenommen und unter dem Einfluß des Sekretes der Cardiadrüsen maceriert. An die linke, dritte Unterabteilung (E) schließt sich der hufeisenförmig gebogene pylorialе Magen an, der sich in zwei Abteilungen zerlegt, die nur mit enger Öffnung verbunden sind. Die erste Abteilung, der Pepsinmagen, enthält zu einem Haufen vereinigte Pylorialdrüsen a, namentlich Labdrüsen; die zweite, der eigentliche Pylorusmagen P, mit starker Muskelwand, hat hohe Leisten und Papillen mit dicker Lage verhornten Epithels, das sich bis zum Duodenum erstreckt und einigermaßen an das pylorialе Triturationsorgan von Manis erinnert. Als weitere Komplikation zieht eine Falte mit verhornter Epithelbedeckung vom Ösophagus durch die linke kardiale Magenabteilung zum Pepsinmagen, vor dessen kardialer Mündung sie

eine muskulöse Platte bildet und sich überkreuzt mit einer gleichfalls muskulösen plattenartigen Einfaltung der Magenwand (*f*). Durch deren beiderseitige Kontraktion könnte somit der Pepsinmagen gegenüber dem Cardiamagen geschlossen werden. Ersichtlich ist also diese Falte keine Schlundrinne, wofür sie früher angesprochen wurde, als man den Faultiermagen mit einem Wiederkäuermagen verglich: einen Vergleich, den kürzlich Sonntag wiederholt hat. Die einzige Übereinstimmung ist eben nur die Komplikation, deren Art aber den Faultiermagen zu einem unter Säugetieren einzig dastehenden macht.

Auffällig kurz, im Hinblick auf die Blattnahrung etwa sieben- bis neunmal die Körperlänge, ist bei Bradypodidae der Darmkanal. Ähnliche Maße erreicht er bei den insectivoren Abteilungen. Ein Coecum ist bei den Bradypodidae höchstens angedeutet; es fehlt auch einzelnen Dasypodidae, während andere ein kurzes haben, das bei Chlamydophorus symmetrisch geteilt ist. Unter Myrmecophagidae hat nur Tamandua ein deutliches Coecum, Cyclopes aber deren zwei kurze. In dieser Familie ist der Darm in durchaus ursprünglicher Weise an ein einfaches dorsales Mesen-

Fig. 132. Schematische Darstellung der Drehung der Faultier-Leber. a Ursprüngliche normale Lage von Magen und Leber; durch Zustand b wird der definitive Zustand c erreicht. ∴∴∴∴∴ Leber; $\overset{+++}{++}$ linker Seitenlappen der Leber. Nach M. de Burlet.

terium aufgehängt. Bei den übrigen Xenarthra tritt aber ein Ligamentum cavo-duodenale auf, damit die einmalige Rotation des Darmkanals und die Flexura coli.

Die Leber stimmt bei Dasypodidae und Myrmecophagidae in der Gestaltung der Lappen mit dem Schema der Säugetiere überein, nur scheint bei Myrmecophagidae der Dorsallappen mit dem rechten Seitenlappen vereinigt zu sein. Absolut abweichend und überhaupt einzig dastehend verhalten sich, nach de Burlet, die Faultiere bezüglich der Lage der Leber. Diese stimmt, auch was ihre Gestalt anlangt, embryonal mit anderen Säugern überein. Weiterhin erfährt sie aber die in Fig. 132 angedeutete Umlagerung um ungefähr 135° nach rechts, so daß die linke Seite fast zur rechten wird, wodurch sie ferner ventral durch den Magen überlagert wird und nirgends die ventrale Rumpfwand berührt. Dies führt zunächst zu einer Verlagerung der Lappen, am auffälligsten am linken Seitenlappen, wobei natürlich die Leberligamente in Mitleidenschaft gezogen werden. Das gilt aber auch für Milz und Pankreas, die sozusagen der Lageveränderung des Magens nach rechts folgen. So kommt die Milz rechts zu liegen auf der rechten Seite des Pylorus, dem kaudalen Teil des Pankreas benachbart, das dem

Pylorus angelagert ist; sein duodenaler Teil liegt in der kurzen Duodenalschlinge. Die rechtsseitige Lagerung von Milz und Pankreas beeinflußte das Omentum majus, wie Sonntag kürzlich darlegte. Diese unter Säugern einzig dastehende Topographie reizt zu einer Erklärung. De Burlet suchte sie in der ebenfalls einzig dastehenden, hängenden Körperhaltung, welche besagte Drehung der schwereren Leber um etwa 135° durch die Wirkung der Schwere begünstigte, wo nicht veranlaßte.

Die Respirationstätigkeit legt die Frage vor, wie die Atmung stattfinden bei den gepanzerten Formen, namentlich bei den + Glyptodontidae mit unbeweglichem Panzer. Die in Bd. I, S. 196 besprochene Bewegbarkeit des Postcervikale gegenüber der Brustwirbelsäule, muß auch gelten für das Manubrium sterni gegenüber dem Mesosternum, da ersteres durch Rippen mit dem Postcervikale verbunden ist. Dies führte Huxley zu der Annahme, daß es sich bei diesem präthorakalen Skeletkomplex um Erleichterung der Atmung handeln müsse. Burmeister wies diese Deutung zurück mit dem Hinweis auf die für die Atmung hinreichende Beweglichkeit der Rippen. Letztere wird dadurch erzielt, daß der Panzer nur mit dem Becken und den benachbarten Lendenwirbeln, nicht aber mit dem übrigen Innenskelet verbunden ist.

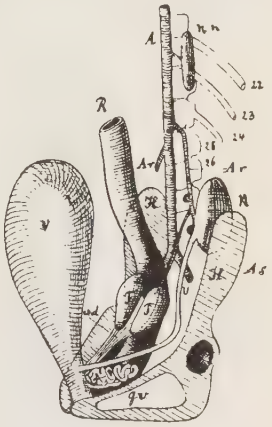


Fig. 133. Choloepus didactylus. Die männlichen Urogenitalorgane in das Becken eingezeichnet. *Il* Ilium; *22—26* die entsprechenden Wirbelsegmente; *A* Aorta; *Ar* Arteria renalis; rechts durchgeschnitten; die linke gibt die Art. spermatica *As* ab; *nn* Nebenniere; *R* Rectum; *v* Blase; *N* Niere; *u* Ureter; *T* Testikel; *vd* Vasa deferentia, in einem Rest des Urnierenligamentes gelegen; *gv* Glandula vesicularis.

Die Lunge ist bei Dasypus beiderseits dreilappig und hat rechts einen Lobus azygos. Hier ist auch ein bronchialer eparterieller Bronchus, während links nur hyperterielle vorkommen. Bei Bradypodidae sind die Lungen auffällig klein und ungelappt. Ungewöhnlich ist ihr Pleuraüberzug, namentlich dadurch, daß sich am vorderen Lungenrande die Pleura pulmonalis nicht zum Hilus pulmonalis umschlägt, sondern direkt auf die Thoraxwand zur Bildung der Pleura parietalis. Damit ist die dem Herzbeutel zugekehrte Fläche der Lunge nicht mit Pleura bekleidet. Einzig dastehend unter Säugern verhält sich aber die Trachea, die längs der Wirbelsäule bis zum Diaphragma zieht, dort plötzlich umbiegt und rückläufig zur Vena pulmonalis geht, um darauf abermals nach hinten sich umzubeugen und schließlich unter eigentümlicher Torsion den rechten und linken Bronchus in den Hilus der Lunge entsendet. Die physiologische und morphologische Bedeutung dieses Verhaltens, das ich bereits bei einem Fötus von 17 cm Länge antraf, ist gleicherweise rätselhaft (I, Fig. 240, S. 311). Simon führt sein Entstehen auf die Möglichkeit der totalen Drehung des Halses zurück. Es sei das Produkt funktioneller Anpassung! Es ist nicht einzusehen, was diese Drehung zu tun hat mit Geschehnissen bei der Bifurkation der Trachea weit hinten am Diaphragma im einzig langen Thorax der Bradypodidae. Rätselhaft ist auch die Bedeutung der arteriellen Wundernetze, die sich namentlich in den Extremitäten hoher Ausbildung erfreuen. Man hat

sie in Verbindung bringen wollen mit den trägen Muskelbewegungen der Bradypodidae, was aber unzulässig ist, da sie auch auftreten bei so beweglichen Tieren wie die Dasypodidae. Vielleicht sind es altererbte Zustände. Dahin gehört auch, daß von Xenarthra eine postrenale doppelte hintere Hohlvene bekannt geworden ist [Hochstetter, Beddard]. Der aus diesen beiden hinteren Hohlvenen entstandene Hohlvenenstamm nimmt bei Choloepus nicht, wie sonst, an Weite zu, sondern ab [Hochstetter]. Ein Teil des Blutes aus der hinteren Körperhälfte nimmt daher nicht den gewohnten Weg zum Herzen, sondern gelangt dorthin durch den auf S. 198 beschriebenen Venenstamm im Wirbelkanal. Von vorderen Hohlvenen scheint nur eine vorzukommen.

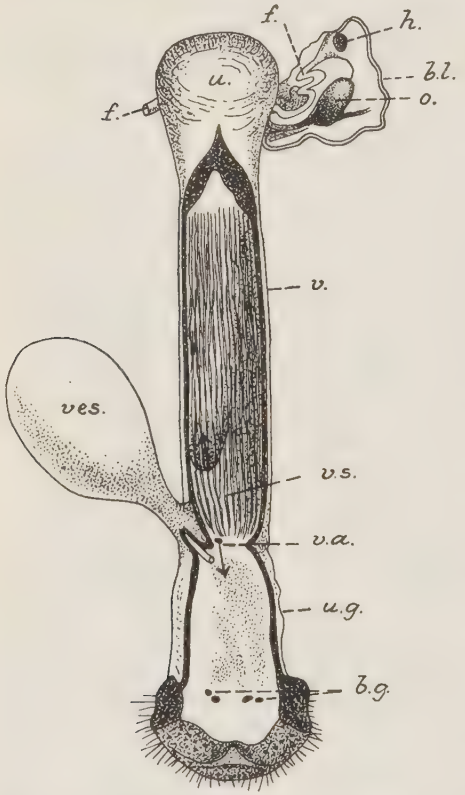


Fig. 134. Weibliche Geschlechtsorgane von Myrmecophaga jubata, etwas verkleinert und einigermaßen diagrammatisch. Nach W. A. Forbes. Von der Ventralseite geöffnet zur Demonstration des kurzen Septums (*vs*) der Vagina (*v*). Auf der linken Seite zeigt ein Pfeil die Öffnung (*va*) in den Urogenitalsinus (*ug*); *bg* Öffnungen der Bartolinischen Drüsen; *bl* Ligamentum latum; *f* Tuba fallopiae; *h* Morgagnische Hydatide; *o* Ovarium; *u* Uterus; *ves* Harnblase.

Die Nieren sind nicht gelappt und haben nur eine Nierenpapille, das Nierenbecken aber ist meist seitlich ausgestülpt und geteilt, entsprechend dem Vorhandensein von Pyramiden. Während die Nieren bei den Dasypodidae die gewöhnliche Lage haben, fallen sie bei den Myrmecophagidae und Bradypodidae auf durch ihre Lagerung weit nach hinten in der Beckenhöhle. Der hohe Ursprung der Nierengefäße aus der Aorta und aus der Hohlvene gibt Anlaß zu der Vermutung, daß eine sekundäre Verlagerung der Nieren statthatte.

Altertümliche Verhältnisse bietet ferner der weibliche Geschlechtsapparat. Dieser mündet bei Bradypodidae und Myrmecophagidae zusammen mit dem Anus in eine untiefe Hautgrube, die eingezogen eine äußere Kloake vortäuscht. Beide Öffnungen sind aber durch eine schmale, einigermaßen versteckte perineale Brücke getrennt. Eine kleine Clitoris mit Corpora cavernosa ist vorhanden. Labia majora sind nur bei Myrmecophagidae gut ausgebildet. Die Urogenitalöffnung führt in einen verhältnismäßig langen Canalis urogenitalis, der als Vagina funktioniert, da er allein das kurze männliche Glied aufnimmt. Nach der gewöhnlichen Auffassung geben von hier aus zwei getrennte Öffnungen Zutritt zu zwei, bei Bradypus

durchaus getrennte Vaginalkanäle. Bei Choloepus tritt wenigstens noch in der Jugend im distalen Ende der Vagina ein Septum auf, das bei dem Gebären zu verschwinden scheint. Auch bei Myrmecophaga trennt eine Scheidewand den distalen Teil der Vagina in zwei Kanäle, die mit getrennten Öffnungen in den Urogenitalkanal sich öffnen. Hierin könnte man verschiedene Grade einer Vagina duplex sehen, mit der Tendenz einheitlich zu werden. Beachtet man aber, daß der allgemein als Uterus simplex aufgefaßte Raum ohne jede Grenze in diese Vagina übergeht, daß er endlich bei Dasypodidae direkt in einen Kanal mündet, der nur der Urogenitalkanal sein kann, da mit ihm in gleicher Höhe die Harnblase (Urethra) ausmündet, so gelangt man, auch nach der Darlegung im 1. Bande, S. 347, Fig. 265 und S. 353, zur Frage, ob bei Xenarthra überhaupt eine Vagina im eigentlichen Sinne vorkomme. Vielleicht ist es richtiger, den vorliegenden Tatbestand so zu formulieren, daß bei den Xenarthra die Müllerschen Gänge nur in ihrer mittleren Strecke verschmelzen zur Bildung eines einheitlichen Raumes (sogenannter Uterus simplex), jedoch ohne weitere Differenzierung in ihrer kaudalen Strecke, wie sie sonst im vaginalen Teil der Müllerschen Gänge statthat. Bei Dasypodidae bleibt derselbe so sehr im Wachstum zurück, daß es nicht zur Bildung einer Vagina kommt; bei Bradypodidae und Myrmecophagidae findet teilweise Verschmelzung statt, so daß in verschiedenem Grade die ursprüngliche Duplizität aufgehoben ist.

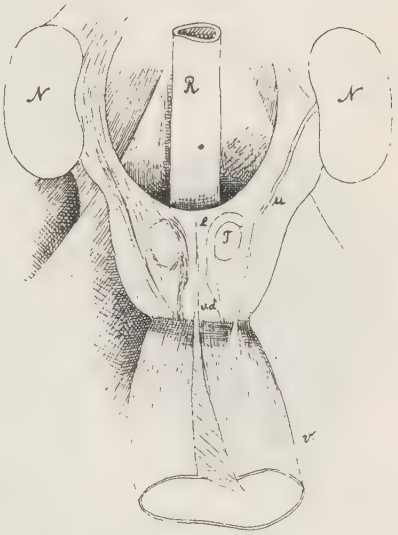


Fig. 135. Männlicher Urogenitalapparat von Myrmecophaga jubata. Mit Ausnahme der schwanzwärts umgelegten Blase liegt alles in natürlicher Lage. *R* Rectum; *N* Nieren; *u* Ureter; *T* Testikel; *e* Epididymis; *v* Blase; *vd* Vas deferens.

Gegen diese Erklärung wendet sich aber, vielleicht mit Recht, Fernandez mit dem histologischen Nachweis einer scharfen Verschiedenheit in der Schleimhaut, die im eigentlichen funktionellen Uterus sammetartig glatt ist, gegenüber der gefalteten Schleimhaut des fraglichen Kanalabschnittes, der dann doch als Vagina aufzufassen wäre. Übrigens zeigt Dasypus, aber auch nur dieser, in der Jugend die deutliche Form eines Uterus bicornis. Die Embryonen entwickeln sich aber nicht in den Hörnern, die weiterhin mehr und mehr zurücktreten. Bei den Dasypodidae sind Anus und Urogenitalöffnung auch äußerlich deutlich getrennt. Letztere liegt an der Basis der verschieden stark prominierenden Clitoris; sie kann sich als ventrale Furche auf deren ganze Länge fortsetzen.

Bezüglich der Lage der Testikel begegnet man für alle Xenarthra der Angabe, daß sie abdominal sei. Ohne nähere Erklärung ist diese Angabe ungenügend, schon allein wegen des tiefgehenden Unterschiedes bei Dasypodidae an der einen, bei Bradypodidae und Myrmecophagidae

an der anderen Seite. Die kaudale Lage der Nieren bei den beiden letztgenannten Abteilungen wurde bereits hervorgehoben. Von diesen erstreckt sich eine breite peritoneale Platte zur dorsalen Fläche der Blase. Diese Platte, eine Art Ligamentum latum, ist aus Verschmelzung des hinteren Teiles der beiden Urnierenligamente entstanden. In welcher Weise hat van den Broek zu erklären versucht.

In der hinteren Hälfte dieser Platte liegen die Testikel und die geschlängelten Vasa deferentia, in der vorderen die Arteria spermatica, die in geradem Verlauf von der Arteria renalis zum Testikel eilt; ferner ein sehr ausgebildeter Plexus pampiniformis, dessen zahlreiche Äste ebenfalls geradlinig zur Vena renalis ziehen, nach innen vom Ureter. Hieraus folgt, daß die Testikel ihre ursprüngliche Lage durchaus bewahrt haben und daß nur die Urniere schwand, ihre peritoneale Umhüllung aber, also das Urnierenligament, bestehen blieb. Nur ist insofern ein „Descensus" eingetreten, als die Testikel durch die obengenannte sekundäre kaudale Verlagerung der Nieren ebenfalls in das kleine Becken herabgerückt sind.

Fig. 136. Penis und Anus von Bradypus tridactylus, nat. Gr.

An der Bauchdecke fehlt jeder Beweis, daß ein Descensus früher bestanden habe, aber rückgängig geworden wäre. Letzteres geschah aber wohl bei den Dasypodidae, wie die Lage ihrer Testikel beweist. Dieselben liegen zunächst an der ventralen Bauchwand, während die primäre Lage bei allen Säugern an der dorsalen Bauchwand ist. Stets besteht ferner ein Ligamentum inguinale sowie ein weiter Inguinalring, durch welchen ein kleiner Cremastersack, der nur vom Musculus transversus abdominis gebildet wird, hervorragt. Bei Chlamydophorus kommt auch dieser nicht mehr zustande; hier ging also der Descensus, der offenbar bei den Vorfahren bestand, noch mehr zurück. Von ihm erhielt sich nur die ventrale Verlagerung der Testikel, die Art ihrer Peritonealbekleidung, der weite Inguinalring.

Der hier vorgetragenen Ansicht schloß sich auch van den Broek an. Kaudern erkennt die Beweiskraft meiner Argumentation nicht an und scheint in den Verhältnissen bei Dasypodidae einen beginnenden Descensus zu erblicken.

Auch die äußeren männlichen Geschlechtsorgane bleiben auf niederer Stufe stehen. Bei Bradypodidae ist der Penis sehr klein, mit gefurchter Eichel — oder was ihr entspricht —, an deren Basis die Urethra ausmündet. Sie liegt direkt vor dem Anus in einer Hautvertiefung. Ähnliche Verhältnisse zeigt der Penis der Myrmecophagidae, nur ist er etwas größer. Demgegenüber ist er bei den Dasypodidae exzessiv lang, was wohl, in Anbetracht des Rückenpanzers, mit der Schwierigkeit der Kopulation in Verbindung steht. Ein Penisknochen fehlt aber stets. Der Penis ist lang-konisch und wird nach Watson durch starke Musculi retractores ausgiebig in das kleine Praeputium — falls die Hautfalte diesen Namen verdient — zurückgezogen. Dieser Muskel kommt übrigens auch den Bradypodidae und Myrmecophagidae zu, trotz der Kürze des Penis. Bei diesen ist aus gleichem Grunde auch das Corpus spongiosum nur schwach entwickelt. Kräftig ist es nach

Kaudern bei Dasypodidae, ebenso wie das Corpus fibrosum, dem vielfach ein medianes Septum fehlt. Die Musc. bulbo- und ischio-cavernosus sind außerordentlich kräftig. Die accessorischen Drüsen verbleiben auf ursprünglicher Stufe, insofern als Glandulae urethrales unter dem quergestreiften Musculus urethralis auftreten und nur bei Dasypodidae und bei Myrmecophagidae echte Cowpersche Drüsen hervorgehen lassen, bei den übrigen aber solche nur insoweit differenzierten, als Partien größerer Drüsenschläuche durch entsprechende Ausmündung als Cowpersche Drüsen erscheinen. Echte Glandulae prostaticae hat nur Myrmecophaga jubata, Glandulae vesiculares die Myrmecophagidae und Dasypus.

Von der männlichen Myrmecophaga hat Klinckowström ein Paar durch ein Septum getrennte Vaginae masculinae beschrieben, die sich kopfwärts zu einem gut entwickelten Uterus masculinus vereinigen. Am Vereinigungspunkt hat jede Vagina eine umfangreiche blasenförmige Ausstülpung mit wahrscheinlich sekretorischer Funktion. Kaudern fand diese Vaginae masculinae auch bei Tamandua und Cyclopes, aber mit kaum ausgebildetem Uterus und ohne die Ausstülpungen.

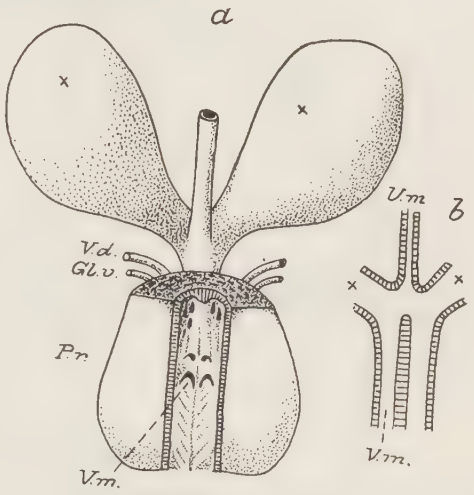


Fig. 137. Myrmecophaga jubata. a Vagina und Uterus masculinus von der Ventralseite gesehen. Urethra und oberer Teil der Prostata wegpräpariert. b Schema der Verhältnisse der Vaginae masculinae, ihrer Ausstülpungen und des Uterus masculinus. Nach Klinckowström. *Glv* Ausführungsgang der Glandula vesicularis; *Pr* Prostata; *Vd* Vas deferens; *Um* Uterus masculinus durchschnitten; *Vm* Mündungen der Vaginae masculinae; *x* Blasenförmige Ausstülpungen derselben.

Die Placenta ist nach Klinckowström bei Bradypus anfänglich eine indifferente viellappige, mit über der Oberfläche des Chorion zerstreuten, halbkugelförmigen Kotyledonen. Nur die gegen den Fundus uteri gelegenen entwickeln sich weiter, bedecken zwei Drittel des Chorion, während die übrigen schwinden, und rufen dadurch die durch Turner beschriebene kuppelförmige Placenta von Choloepus hervor. Schließlich findet inniges Zusammentreten der Kotyledonen statt zu zwei getrennten Scheiben. Damit nähert sich diese Placenta der gleichfalls scheibenförmigen, mikrallantoiden, deciduaten Placenta der Myrmecophagidae und Dasypodidae. Letztere bietet nach den jüngsten Untersuchungen von Fernandez, Lane und Strahl merkwürdige Erscheinungen. Hier bilden die Zotten ein einheitliches Feld mit großen intervillosen Räumen; es scheinen aber Verschiedenheiten im maternalen Teil zu herrschen. Jedenfalls hat die Placenta mehr oder weniger die Form eines Gürtels, der aber dem Ende des Chorionsackes aufsitzt. Entsprechend seinem Charakter von Uterus simplex enthielt derselbe ursprünglich wohl nur ein Junges wie bei Tolypeutes und

wahrscheinlich bei Cabassous (Xenurus). Von Euphractes (Dasypus) wies Fernandez nach, daß er nach einer Tragezeit von höchstens 74 Tagen in der Regel zwei, ausnahmsweise ein Junges wirft, von denen unrichtigerweise behauptet wurde, daß es gleichgeschlechtliche, also eineiige Zwillinge seien. Es handelt sich aber nur um nachträgliche Verlötung von 2 ursprünglichen Keimen, die auch auf die Placenta sich erstreckt. Dasypus (Tatusia) novemcinctus hat in einem gemeinsamen Chorionsack, der aus Verschmelzung von 4 gürtelförmigen Placenten entsteht (Fig. 138), 4 gleichgeschlecht-

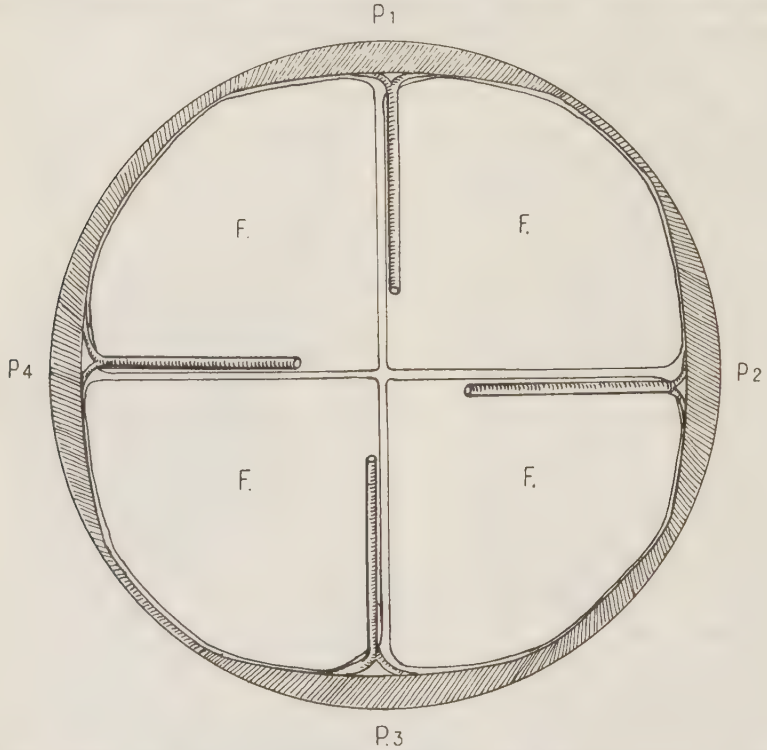


Fig. 138. Schema der Lage der 4 Dasypus-Placenten im querdurchschnittenen Uterus gravidus am Ende der Graviditätszeit. Placenten schraffiert. Je 2 Placenten durch eine schmälere Brücke von Placentargewebe miteinander verbunden. Die Nabelstranggefäße gehen zu je 2 Fruchtkammern *F*, vom Amnion begrenzt. *P1—4* Placenten. Nach Strahl.

liche Embryonen mit getrennten Nabelsträngen und Amnien. Die spezifische Polyembryonie von Dasypus hybridus bringt es endlich nach Fernandez durch Aufspaltung eines ursprünglichen Keimes bis zu 12 gleichgeschlechtlichen Jungen. Entsprechend dieser großen Zahl ist denn auch die Tragezeit fast verdoppelt und abnorm lang. Die Jungen werden vollkommen geboren, ebenso wie das einzige Junge der Bradypodidae und Myrmecophagidae.

Diagnose. Die Xenarthra sind landbewohnende, teils arboricole, teils grabende, insectivore, carnivore, ausnahmsweise phyllophage Tiere. Haut

reichlich oder spärlich behaart, häufig mit Hornschuppen; bei einer Familie mit Verknöcherungen der Lederhaut, die einen Panzer bilden können. Zitzen brust- oder bauchständig, selten auch inguinal. Thorakale und lumbale Wirbel mit accessorischen Gelenkfortsätzen (xenarthrale Gelenkung). Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius treten nicht allgemein auf. Tympanicum ringförmig, selten aufgebläht. Unguikulat; Fuß stets plantigrad, meist pentadaktyl. Hand plantigrad mit vorwiegender Entfaltung des 3. Fingers und damit verbundener Veränderung der übrigen, seltener auch Verwachsung und Valgusstellung; Scaphoid und Lunatum getrennt. Centrale carpi erhält sich nur ausnahmsweise. Gebiß ursprünglich diphyodont und heterodont; durch Reduktion meist monophyodont und homodont, stets schmelzlos; seltener fehlt es ganz, aber stets, mit einer zweifelhaften Ausnahme, im Intermaxillare. Magen einfach oder kompliziert (Bradypodidae). Coecum fehlt oder gering entwickelt, ausnahmsweise doppelt. Gehirn auf niedriger Stufe, sparsam gefurcht mit hoher Ausbildung des Riechzentrums. Dem entspricht das periphere Geruchsorgan mit wenigstens 7 Riechwülsten auf den Endoturbinalia. Testikel primär oder sekundär testikond; Uterus simplex, äußerlich nicht geschieden von einer Vagina. Placenta deciduat, mikrallantoid und mehr oder weniger dom-, scheiben- oder gürtelförmig. Meist wird ein, seltener zwei Junge, ganz ausnahmsweise durch Polyembryonie 4—12 eingeschlechtliche Junge geworfen.

Geographische Verbreitung.

Die Xenarthra bilden die Zentral- und Süd-Amerika — mithin die Neogaea der Tiergeographie — am meisten und am auffallendsten charakterisierende Ordnung. Nicht nur ihre Verbreitung in der Vorzeit beschränkt dieselben auf dieses Gebiet und legt ihre frühere noch reichere Entfaltung dar, auch ihre heutige Verbreitung tut ersteres.

Allerdings treten im Pliocän und Plistocän Nord-Amerikas — +Ganodonta lassen wir hier außer Betracht — einzelne Vertreter auf, wie +Mylodon harlani und +Megalonyx, sowie außer diesen +Gravigrada auch ganz vereinzelte Arten von +Glyptodon, die nördlich bis Kentucky reichten. Da wir ihre nächsten Verwandten aber bereits im Miocän und früher in Argentinien und Patagonien antreffen, sind es unzweifelhaft Auswanderer, die in miocäner Zeit oder später Gelegenheit fanden, so weit nördlich vorzudringen. In der recenten Fauna wiederholt sich ähnliches unter den Gürteltieren. So hat Dasypus novemcinctus L. eine Verbreitung von Paraguay bis Texas, während die übrigen Arten nördlich nicht weiter reichen als bis Guyana. Dies ist auch die nördliche Grenze für Euphractus, Priodontes, Tolypeutes. Die Mehrzahl der Arten dieser Genera reicht teilweise nicht einmal so weit nördlich. Manche treten ziemlich begrenzt auf, ebenso wie das Genus Chlamydophorus. Nur das Genus Cabassous (Xenurus) hat in C. centralis Mill. eine Form, die sich in Zentral-Amerika, nördlich bis Honduras ausdehnt. Am weitesten südwärts reicht Tolypeutes matacа bis zum südlichen Patagonien, Euphractus villosus Fisch. und sexcinctus L., ebenso wie Dasypus hybridus Denn. bis zum nördlichen Patagonien.

Die Bradypodidae sind auf die Waldregion beschränkt von Zentral-Amerika (Nicaragua) bis zum 25° südl. Br. Ähnlich ist das Vorkommen der Myrmecophagidae. Dieselben dringen nordwärts aber bis Guatemala, Tamandua tetradactyla L., selbst bis Mexiko vor.

Taxonomie.

Trotzdem die Zahl der heutigen Xenarthra keine sehr große ist, erheischt die systematische Besprechung dieser Ordnung viel Raum. Einmal weil sie sich in verschiedene, mehr oder weniger scharf geschiedene Gruppen zerlegt hat, mehr noch, weil eine übergroße Zahl fossiler Formen bekannt geworden ist. Über letztere soll, namentlich nach den Schriften von Ameghino und Scott, in der „Vorgeschichte" eine kurze Übersicht gegeben werden. Eine synoptische Tabelle möge einleitend die recenten Familien und wichtigsten Genera übersichtlich charakterisieren. In derselben sind, neben den von mir gebrauchten Gruppennamen, auch die früher angewandten in Parenthese beigefügt.

(S. tabellarische Übersicht S. 217.)

1. Familie: BRADYPODIDAE. Neben den in der Tabelle genannten Merkmalen ist hervorzuheben, daß die Faultiere ihr ganzes Leben in den Zweigen der Bäume hängend verbringen. Unrichtig ist aber, und dem Benehmen in Tiergärten entlehnt, daß sie in dieser Haltung auch eingerollt schlafen; dies geschieht vielmehr in Astverzweigungen sitzend. Auf dem Boden können sie sich wegen des Baues der Extremitäten nur hilflos und langsam fortbewegen, was Anlaß gab, diese Familie auch als TARDIGRADA zu bezeichnen. Es sind nächtliche Tiere, die nur selten einen Laut geben und von Blättern und Zweigen sich nähren. Sie werfen nur ein Junges, das sehr vollkommen geboren und in utero durch ein sehr vollständiges Epitrichium (I, S. 6) umgeben wird. Sind auf die Wälder von Zentral- und tropisch Süd-Amerika beschränkt.

CHOLOEPUS Illig. Von den $\frac{5}{4}$ schmelzlosen Zähnen des „Unau" sind die vordersten die größten, einigermaßen eckzahnartig und durch weites Diastem von den übrigen getrennt. 6—7 Cervikal-, 24—25 Thorakal-, 4—3 Lumbal-, 5—6 Kaudalwirbel. In der Hand sind nur der 2. und 3. Finger funktionierend, mit langen gebogenen Krallen und durch die Hautdecke zu einem Haken vereinigt, im Fuß aber 3 Zehen. Pterygoidea aufgebläht. Intermaxillare mit dem Oberkiefer durch eine Naht verbunden. Humerus mit Foramen entepicondyloideum. *Ch. didactylus* L. mit 7 Halswirbeln. Tropisches Süd-Amerika. Als *Ch. hoffmanni* Pet. ist eine kleinere Form mit nur 6 Halswirbeln von Costa Rica und Panama beschrieben.

BRADYPUS L. Dieses als „Ai" bekannte Genus hat $\frac{5}{4}$ schmelzlose, stiftförmige Zähne in geschlossener Reihe, von denen der vorderste obere der kleinste ist. 9 Cervikal-, 14—16 Thorakal-, 4—3 Lumbal-, 9—10 Kaudalwirbel. 3 Finger und Zehen mit langen gebogenen Krallen und durch gemeinschaftliche Hautbekleidung zu unbeweglichen Haken reduziert. Nur bei *Br. torquatus* Ill. aus Brasilien sind die Pterygoidea aufgebläht und ist ein Foramen entepicondyloideum vorhanden, wodurch diese Art sich Choloepus nähert und zur Untergattung *Scaeopus* Peters erhoben wird. Bei den übrigen Arten sind die Pterygoidea schmal und fehlt das

Unterordnung: Anicanodonta.

Dicht behaart. Ohne Hautpanzer, Zitzen brust-, ausnahmsweise 1 Paar bauchständig. Jochbogen unvollständig. Lacrymale klein oder groß, mit facialem Foramen lacrymale. Intermaxillare klein bis rudimentär. Maxilloturbinale doppelt gewunden. Alle Wirbel getrennt. Processus coracoideus bildet Foramen coracoscapulare. Trochanter tertius fehlt. Tibia und Fibula getrennt. Höchstens $\frac{5}{4}$ Zähne. Penis klein. Testes primär testikond. Niere kaudal verlagert.

Unterordnung: Hicanodonta.

Fossorial, insectivor. Meist spärlich behaart. Mit Hautpanzer. Zitzen brustständig, ausnahmsweise auch inguinal. Jochbogen vollständig. Lacrymale meist klein mit orbitalem Foramen lacrymale. Intermaxillare gut entwickelt. Maxillo turbinale einfach gewunden. Wenigstens der 2. und 3. Halswirbel verwachsen. Kein Foramen coraco-scapulare. Trochanter tertius vorhanden. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen. Wenigstens $\frac{7}{7}$ permanente Zähne. Penis groß. Testes sekundär abdominal. Niere gewöhnlich gelagert.

(Loricata) ***Dasypodidae*** III.

Panzer mit Körperwand vollständig verwachsen. Den knöchernen Platten des Panzers entsprechen gleichgeformte Hornplatten, neben denen die Haare hervortreten, 1 Paar brustständiger und 1 Paar inguinaler Zitzen. Ohren groß, genähert. $\frac{7}{7}$—$\frac{8}{8}$ Zähne enden vor Ansatz des Jochbogens. Knöcherner Gaumen hinter ihnen bedeutend verlängert. 1.—4. Finger von gleicher Anlage, der 5. rudimentär.

1. *Dasypodinae.*

Panzer mit Körperwand vollständig verwachsen. Jede Knochenplatte wird in der Mitte von einer größeren Hornplatte bedeckt, die umgeben wird von einem Kranz kleinerer, welche die Nähte zwischen den Knochenplatten bedecken. Die Haare treten aus ihnen zwischen den Hornplatten hervor. 1 Paar brustständiger Zitzen. Ohren groß oder klein, entfernt gestellt. $\frac{8}{8}$—$\frac{9}{24}$ Zähne enden hinter maxillarem Ansatz von Jochbogen. Knöcherner Gaumen hinter ihnen kaum verlängert. Innere Finger gegenüber den 3 äußeren schlank und zart.

2. *Euphractinae.*

Panzer ohne Verteilung in Schilder und Gürtel, aus Bändern von vierseitigen Hornplatten mit zarten darunter liegenden Verknöcherungen und vertikalem Schild am abgestutzten Körperende. Rückenpanzer entweder mit Körper vollständig verwachsen oder nur in der dorsalen Medianlinie. Zähne $\frac{8}{8}$, übrigens wie Euphractinae.

3. *Chlamydophorinae.*

Arboricol, phyllophag. Kopf rundlich, Schnauzenteil kurz. Das große Jugale mit absteigendem Fortsatz erreicht den Processus zygomaticus squamosi nicht, daher der Jochbogen inkomplett. Intermaxillare rudimentär. Pterygoidea zuweilen zu einer Knochenblase aufgebläht. Lacrymale klein. 18—27 Thorako-Lumbalwirbel. Schwanz rudimentär. Clavicula vorhanden. Vordere Extremitäten länger als die hinteren. 2, höchstens 3 Finger und Zehen, in gemeinsamer Hautbekleidung (syndactyl). $\frac{5}{5}$ stiftförmige Zähne. Zunge kurz. Magen kompliziert. Coecum fehlt. Zitzen brustständig. (Tardigrada) ***Bradypodidae*** I.

Terrester oder arboricol, insectivor. Kopf langgestreckt mit röhrenförmigem Schnauzenteil. Jugale klein, griffelförmig. Jochbogen ganz unvollständig. Intermaxillare klein, Lacrymale groß. 18—20 Thorako-Lumbalwirbel. Schwanz lang. Clavicula rudimentär oder klein. 5 Finger mit ungeheurer Entwicklung des 3., wodurch Reduktion des 1. und 5. eintreten kann. Zähne fehlen. Zunge wurmförmig, durch kleine, endständige Mundöffnung weit vorstreckbar. Magen einfach, 1 oder 2 kleine Coeca. Zitzen brust-, teilweise bauchständig.

(Vermilinguia) ***Myrmecophagidae*** II.

Clavicula normal. Nur 2. und 3. Finger vollständig. Erster Zahn der größte. Intermaxillare durch Naht mit Maxillare verbunden.

Choloepus Illig.

Clavicula erreicht Sternum nicht. Nur 2., 3. und 4. Finger vollständig. Erster Zahn klein. Intermaxillare lose mit Maxillare verbunden.

Bradypus L.

Schwanz buschig behaart. 1 Paar brustständiger Zitzen. 5 freie Finger, der 5. aber ohne Kralle. Knöcherner Gaumen durch Vereinigung der Pterygoidea weit nach hinten verlängert. Clavicula rudimentär. Terrester. *Myrmecophaga* L.

Greifschwanz mit kurz behaarter Oberseite und nackter Spitze unterseits. 5. Finger unter Haut verborgen. Gaumen und Clavicula wie Myrmecophaga. Arborciol. *Tamandua* Gray.

Greifschwanz. Nur der 2. u. 3. Finger tragen Krallen, die übrigen rückgebildet. Fuß in Kletterfuß verändert. Palatina und Pterygoidea vereinigen sich nicht in der Medianlinie. Arboricol. *Cyclopes* Gray.

7—10 Gürtel. 4 funktionierende Finger. $\frac{7}{7}$—$\frac{8}{8}$ Zähne. Tympanicum ringförmig.

Dasypus L.

6—8 Gürtel. Hand pentadaktyl. $\frac{8}{8}$—$\frac{8}{10}$ Zähne. Tympanicum aufgebläht. *Euphractus* Wagl.

11—13 bewegliche Gürtel. $\frac{8}{8}$—$\frac{10}{8}$ Zähne. Tympanicum ringförmig. *Cabassous* Mac Mur.

12—13 Gürtel. Bis $\frac{9}{24}$ Zähne. Tympanicum ringförmig. *Priodontes* F. Cuv.

2—4 bewegliche Gürtel. $\frac{8}{8}$ Zähne. Der 1. und 5. Finger kann rudimentär werden. Tympanicum ringförmig. *Tolypeutes* Illig.

Tympanicum aufgebläht.

Chlamydophorus Harl.

Foramen entepicondyloideum. Alle unterscheiden sich von Choloepus weiter durch rudimentäres Intermaxillare, das nur lose am Maxillare hängt. Die weiteste Verbreitung über das ganze tropische Süd-Amerika bis zum 25° südl. Br. hat der am längsten bekannte *Br. tridactylus* L. mit seinen zahlreichen lokalen Unterarten. *Br. cuculliger* Wagl. ist von Guyana und Bolivia bekannt. Am nördlichsten, bis Nigaragua, reicht *Br. infuscatus* Wagl. und *castaneiceps* Gray.

2. Familie: MYRMECOPHAGIDAE. Auf das tropische Zentral- und Süd-Amerika beschränkte, dicht behaarte, insectivore Tagetiere mit langgestrecktem, zylindrischem Kopf, kleinen Augen und Ohren, ausgezeichnet durch bedeutende Entfaltung des 3. Fingers, dessen große Klaue eingeschlagen getragen wird, während das Tier beim Gehen auf den Außenrand der Hand sich stützt; Fuß plantigrad. Die Mundspalte ist auf eine Öffnung reduziert, durch welche die lange rundliche Zunge weit vorgestreckt und zum Fang von Insecten benutzt wird, nachdem das reichliche Sekret namentlich der großen submaxillaren Speicheldrüsen sie klebrig gemacht hat. Die Kaufunktion tritt ganz zurück; dementsprechend ist der Unterkiefer schwach mit niedrigem Processus articularis und fast fehlendem Processus coronoideus. Zähne fehlen durchaus, selbst Andeutung ihrer Anlage ist noch zweifelhaft. Weitere Merkmale enthält die Tabelle.

MYRMECOPHAGA L. Von Guatemala bis Paraguay verbreitet in der einzigen Art *M. jubata* L. Durchaus terrester mit langem, rauhem, dunkelgrauem Haar und langem, schwarzem, weißgesäumtem Fleck von der Kehle zur Rumpfmitte. Trotz der dichten, buschigen Behaarung ist der Schwanz mit schwarzen Hornschuppen bedeckt (S. 190). Totale Länge bis 2 m.

TAMANDUA Frisch. Von den etwa 3 hauptsächlich baumbewohnenden Arten hat *T. tetradactyla* L. die weiteste Verbreitung, ungefähr gleich der von Myrmecophaga. Sie sind kleiner wie diese und mit anliegender Behaarung von meist gelblichweißer Färbung mit breitem schwarzen Bande, das den Rumpf seitlich bedeckt. Der lange Greifschwanz ist kurz behaart, dicht beschuppt, am Ende und an der Unterseite nackt. Der Schnauzenteil des Schädels weit kürzer als bei Myrmecophaga, der harte Gaumen aber von gleicher Bildung.

CYCLOPES Gray (Cyclothurus Gray). Die einzige, durchaus arboricole Art, *C. didactylus* L., erstreckt sich weniger weit südwärts. Von Eichhörnchengröße mit langem Wickelschwanz und mit modifiziertem Kletterfuß (S. 202), während in der Hand nur der 2. und 3. Finger ausgebildet sind. Mit der gewaltigen Klaue des 3. wird die Baumrinde geöffnet zum Fang von Insecten. Im Gegensatz zu den beiden vorigen ist die Clavicula gut entwickelt, vereinigen sich die Pterygoidea nicht in der Medianlinie, tritt ein doppeltes, kurzes Coecum auf und ist das Haarkleid seidenartig.

3. Familie: DASYPODIDAE. Grabende, insectivore und carnivore Tiere mit spärlicher Behaarung, die nur ausnahmsweise dicht ist. Auf der dem Lichte zugekehrten Seite ist die Haut mit Hornplatten bedeckt, denen am Kopf, Rumpf und Schwanz in der Lederhaut gelegene Verknöcherungen in verschiedener Weise entsprechen. In der Regel bilden beide durch enges Zusammentreten ein Kopf-, Schulter- und Kreuz- oder Beckenschild sowie dazwischen gelegene, verschieden zahlreiche bewegliche Rücken-

gürtel. Der Schwanz ist gleichfalls gepanzert. Jochbogen vollständig, Jugale höchstens mit Andeutung eines absteigenden Fortsatzes (Chlamydophorus). Knöcherner Gaumen gewöhnlich. Pterygoid nicht aufgebläht. Intermaxillare verhältnismäßig groß. Tympanicum entweder ringförmig (Tatusia, Xenurus, Tolypeutes, Priodontes) oder aufgebläht mit daran anschließendem knöchernen äußeren Gehörgang (Dasypus, Chlamydophorus). Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius allgemein. In der Hand ist bei Tatusia der 1. und 4. Finger gleichlang und kürzer als der 2. und 3., die fast gleich sind, der 5. rudimentär. Bei allen übrigen sind der 1. und 2. schlank mit Tendenz, gleichlang zu werden, der 3. und 4. sehr kräftig mit verbreiterten Metacarpi und Phalangen und Neigung zur Unterdrückung der proximalen Phalanx, infolge ungeheurer Ausbildung der Nagelphalanx. Gebiß mit wenigstens $\frac{7}{7}$ Zähnen, höchstens mit Andeutung von Heterodontie, übrigens stiftförmig, schmelzlos, aber mit Anlage eines Schmelzorganes. Sie werden teilweise noch gewechselt; andere bringen es nur noch zur Anlage oder werden vor dem Durchbrechen resorbiert. Magen einfach. Darm mäßig lang, Coecum entweder fehlend oder kurz und weit oder bei Chlamydophorus doppelt. Penis sehr lang.

1. Unterfamilie: **Dasypodinae.** Kennzeichnen sich sofort durch die auf S. 189 und in der Tabelle angedeutete Skulptur des Panzers, der 7 bis 10 bewegliche Gürtel hat. Weiter durch 4 funktionierende Finger, lange, zylindrische Schnauze und weit nach hinten gerückte, einander genäherte lange Ohren. Die kleinen, fast zylindrischen $\frac{7}{7}$—$\frac{8}{8}$ Zähne bilden eine kurze Reihe, die vor dem Ansatz des Jochbogens endet. Sie vertreten zweiwurzelige Milchvorgänger, die erst gewechselt werden, wenn das Tier fast erwachsen ist. Im Gegensatz zu den übrigen Gürteltieren findet bei ihnen Polyembryonie statt und steigt die Zahl der gleichgeschlechtlichen Jungen in einem Wurf bis auf 12. Dem entspricht einigermaßen die Zahl der Zitzen, insofern als das bei Gürteltieren stets vorhandene Paar brustständiger Zitzen mit einem Paar inguinaler vermehrt ist.

Dasypus L. (Tatusia F. Cuv.). Der am längsten bekannte *D. novemcinctus* L. (peba Desm.), welcher die ganze Familie repräsentiert, hat die weiteste Verbreitung von allen Gürteltieren, da er sein Wohngebiet von Texas bis Gran Chaco ausdehnt. Weite Ausdehnung, von Zentral-Brasilien bis Patagonien, hat ferner *D.* (Muletia Gray) *hybridus* Desm. mit 6—7 Gürteln; namentlich durch die Untersuchungen von M. Fernandez über seine Polyembryonie bekannt geworden. Mehr lokale Arten sind *D. Kappleri* Krauss von Surinam und *D.* (Cryptophractus Fitz.) *pilosus* Fitz. von Ecuador und Peru, ausgezeichnet durch dichte Bedeckung mit langen Borstenhaaren.

2. Unterfamilie: **Euphractinae.** Außer in der Bepanzerung und dem Bau der Hand (s. S. 200 und Tabelle) sind die Euphractinae charakterisiert durch weniger gestreckten kräftigeren Bau, breiteren Kopf, weniger nach hinten aber weit auseinander gerückten Ohren. Die meist weit kräftigeren Zähne sind in der Mitte der Reihe am größten und reichen bis hinter den Ansatz des Jochbogens. Auch hier kommen 2 Dentitionen vor (Euphractus villosus). Normaliter nur 1 Junges; etwaige Zwillinge ein- oder zweigeschlechtlich. Nur ein Paar brustständiger Zitzen. Sie lassen sich nach äußeren Merkmalen in drei Gruppen teilen.

a) **Euphracti.** Mit 6—8 Rücken- und 1—2 Cervikalgürteln; letztere zwischen Kopf- und Schulterschild. Die Schuppen mit grober Skulptur. Schwanzschuppen segmental angeordnet. $\frac{8}{8}$—$\frac{9}{10}$ Zähne, der 1. im Intermaxillare. Hand pentadaktyl, Finger II der längste. Im pentadaktylen Fuß sind die 3 mittleren Zehen meist die stärksten und einander genähert; Zehe II und III häufig syndaktyl. EUPHRACTUS Wgl. (Dasypus auct. nec. L.) *E. sexcinctus* L. Von Guyana bis Argentinien. Wegen des dichten Borstenkleides und des Fehlens des intermaxillaren Zahnes werden als CHAETOPHRACTUS Fitz. häufig die in Argentinien und südwärts auftretenden Arten *E. villosus* Fisch. und *vellerosus* Gray abgetrennt. Als *Scleropleura bruneti* A. M. Edw., von Brasilien, wurde eine Art nach einer Haut beschrieben, welche dichte Behaarung und geringe Entwicklung der Bepanzerung zeigt, aber nach Winge der Rest eines mißbildeten oder krankhaften Euphractus sexcinctus ist. ZAËDYUS Ameghino von Argentinien und Patagonien stellt in *Z. pichyi* Az. (minutus Desm.), von nur 25 cm Körperlänge, das kleinste Gürteltier dar.

b) **Priodontini.** Mit 11—13 Rücken- und 3—4 Cervikalgürteln. Schuppenskulptur häufig glatt. Schwanzschuppen nicht segmental angeordnet. Hand wie bei Euphracti, aber Finger mit Ausnahme des 2. bis zur Kralle in Haut eingeschlossen. CABASSOUS Mac Murt. (Xenurus Wagl., Lysiurus Amegh.) mit $\frac{8}{7}$—$\frac{9}{8}$ Zähnen, keine im Intermaxillare. Schwanzschuppen klein, unregelmäßig zerstreut. In der Hand hat Finger III und IV gleichstarke große Krallen. Verschiedene Arten von Honduras, Guyana bis Brasilien. — PRIODONTES F. Cuv. Das Riesengürteltier, mit der einzigen, von Guyana bis Argentinien verbreiteten Art *Pr. giganteus* Geoffr., erreicht fast 1 m Kopf-Rumpflänge und damit das Maximum der recenten Gürteltiere. Ausgezeichnet durch Schwanzschuppen in dichten unregelmäßigen Querreihen; durch die bis auf 25 steigende Zahl kleiner Zähne in jeder Kieferhälfte und durch die excessiv lange, gebogene, sehr kräftige Kralle in Finger III, welcher IV weit überragt.

c) **Tolypeutini.** Zu einer Kugel aufrollbar (Fig. 110); 2—4 Rückengürtel; an der Verbindung von Schulter- und Beckenschild mit der Haut eine grubige Einstülpung der letzteren zur Aufnahme der Extremitäten. Die Hand ruht semiplantigrad auf Kralle und Finger II und III. Im Fuß ist Zehe II, III und IV bis zu den hufartigen Krallen in gemeinschaftlicher Hautdecke vereinigt, mit dicker Sohle; I und V sind rückwärts gelagert mit normalen Krallen. Das einzige Genus TOLYPEUTES Illig. von Guyana bis Patagonien verbreitet. Die 3 Arten unterscheiden sich durch die progressive Rückbildung der Fingerzahl. Sie ist pentadaktyl bei *T. tricinctus* (L.); Finger V wird bis auf einen verborgenen Rest zurückgebildet bei *T. mataca* (conurus Geoffr.); auf diesen vierfingerigen Zustand folgt der dreifingerige von *T. muriei* Garrod, wobei auch Finger I unterdrückt wird.

3. Unterfamilie: **Chlamydophorinae.** Diese in der Tabelle ausreichend charakterisierte Familie enthält das einzige Genus CHLAMYDOPHORUS Harlan. Dessen am längsten und besten bekannter Vertreter *Chl. truncatus* Harl. unterscheidet sich sofort von allen Gürteltieren durch die unter Säugetieren überhaupt einzig dastehende Einrichtung, daß die Rückenhaut eine Hautduplikatur bildet von der Medianlinie des Rückens ausgehend, die seitlich das Tier umhüllt und reihenweise angeordnete Bänder von viereckigen Hornplatten auf ihrer Oberfläche aufweist, denen zarte Hautverknöcherungen

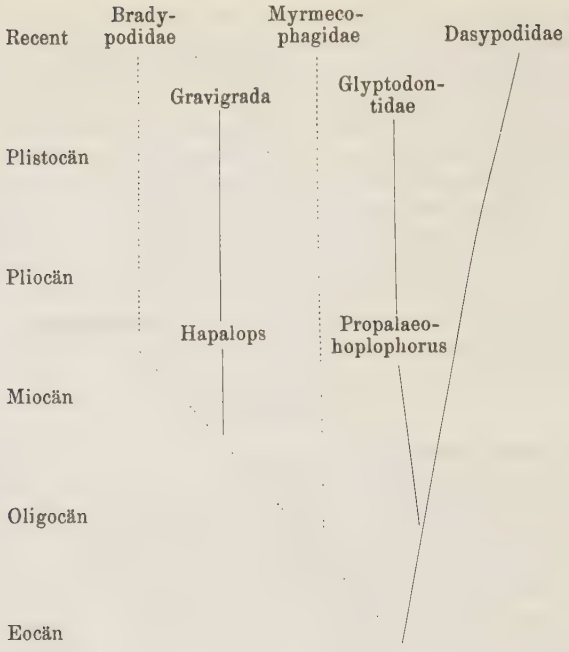
entsprechen. Das abgestutzte Hinterende des Körpers wird von einem halbmondförmigen Beckenschild bedeckt, dessen Verknöcherungen sich innig mit den Beckenknochen verbinden (Fig. 121). Der Panzer hat einen Ausschnitt für den kurzen platten Schwanz im Gegensatz zum runden der übrigen Gürteltiere. Dieses auf West-Argentinien beschränkte, nach Art eines Maulwurfs im Sande grabende Tier, von der Größe einer kleinen Ratte, hat $\frac{5}{5}$ stiftförmige Zähne, eine tympanale Bulla, knöchernen, äußeren Gehörgang, der durch ein auf eine kleine Öffnung reduziertes äußeres Ohr ausmündet, und Andeutung eines absteigenden Fortsatzes am Jugale. Die Hand ist nach dem Typus von Dasypus gebaut (Fig. 126). Die zweite, bisher nur in einem Exemplar bekannte größere Art *Chl. retusus* Burm. von Bolivia hat gleichartigen Bau des Panzers, derselbe liegt aber nicht in einer Duplikatur, sondern in gewohnter Weise in der Haut.

Vorgeschichte.

Die recenten Xenarthra stellen in den drei Stämmen der Faultiere, Ameisenfresser und Gürteltiere die letzten, weitgehend differenzierten Endzweige eines in tertiärer Zeit blühenden Stammes dar.

Da die Schuppen von +Necrodasypus galliae Filhol aus dem Eocän Frankreichs nicht einem Gürteltier, sondern offenbar einem Reptil angehörten, sind fossile Xenarthra bisher nur aus Nord-Amerika, ganz vorwiegend aber aus Süd-Amerika bekannt geworden. — Es genügt +Megatherium zu nennen, um auf ein Fossil hingewiesen zu haben, das im Jahre 1796 entdeckt und seitdem in aller Mund ist. Daran reihten sich allmählich zahlreiche weitere Formen, ganz vorwiegend aus Patagonien und Argentinien. Zunächst — nur um das wichtigste zu nennen — die von Darwin gesammelten, von R. Owen bearbeiteten; dann die von Burmeister, namentlich aber die in jüngster Zeit äußerst zahlreichen, von Ameghino beschriebenen, die Lydekker einer vorläufigen Revision unterzog und dann durch W. B. Scott eine eingehende Untersuchung erfuhren. Ferner machte Lund aus Höhlen Brasiliens verschiedene Arten bekannt, die namentlich in Reinhardt und Winge genaue Beschreiber fanden. Nordamerikanische Arten untersuchten in erster Linie Leidy und Cope. Trotzdem stehen wir auf diesem Gebiete erst auf der Vorstufe der Funde und der Bearbeitung. Selbst eine flüchtige Übersicht, die auch die recenten Familien berücksichtigt und nur das wichtigste erfaßt, darf folgendes feststellen.

An unsere obengenannten drei recenten Stämme schlossen sich zwei weitere, die + Gravigrada und + Glyptodontidae an, die aber im Plistocän zugrunde gingen. Ein Stammbaum, der geändert Matthew entlehnt ist und auch der Ansicht von W. B. Scott entspricht, bringt die Geschichte dieser 5 Stämme hierunter zum Ausdruck. Auch die Ansicht wohl der meisten, die sich mit diesen Tieren beschäftigten, ist, daß trotz ihrer großen Verschiedenheit, wie oberflächliche Betrachtung sie uns zeigt, näheres Zusehen lehrt, daß ihr Bau einen zunehmenden Zusammenhang verrät, je weiter wir zurückgehen; daß also die 5 Stämme nach der Basis des Eocäns zu konvergieren und daß diese Konvergenz zu einem Ausgangspunkt führt, den primitive Gürteltiere darstellen. Der Stammbaum lehrt weiter, daß vermutlich im Eocän eine Trennung in zwei Hauptstämmen statthatte, eine Zweiteilung, die sich in unseren heutigen Formen erhalten hat. Der eine Hauptstamm entspricht den **Anicanodonta** und umfaßt die 3 Stämme der



Bradypodidae, Myrmecophagidae und + Gravigrada. Letztere, die im Plistocän ausstarben, stehen gewissermaßen zwischen den beiden recenten Stämmen, und zwar so, wie auch Scott darlegt, daß der Zusammenhang mit den Bradypodidae ein engerer ist, wie am deutlichsten Gebiß und Schädel ausweisen. Im übrigen Skelet ist dies etwas verdunkelt durch die Eigentümlichkeiten, die es durch den mechanischen Einfluß der einzig dastehenden hängenden Haltung der Faultiere erfuhr. Der genetische Zusammenhang der + Gravigrada mit den Myrmecophagidae ist ein etwas entfernterer. Neben anderem führt die Tatsache, daß die miocänen + Gravigrada denselben strukturell näher stehen als die plistocänen zum Schluß einer gemeinschaftlichen Vorfahrenschaft, die auch hier verdunkelt wird, diesmal aber im Schädel, durch dessen spezialisierte Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme bei den Myrmecophagidae.

Der zweite Hauptstamm entspricht den **Hicanodonta** (Loricata). Er teilte sich etwa im Oligocän in die + Glyptodontidae und Dasypodidae. Beider struktureller Zusammenhang äußert sich in steigendem Maße je mehr wir uns ihrer Trennung nähern. Dabei spielt auch der Hautpanzer beider eine bedeutende Rolle. Er wirft die wichtige Frage auf, ob Hautverknöcherungen ein ursprüngliches Merkmal der Xenarthra sei. Man ist geneigt, dies anfänglich zu bejahen, da sie außer bei den Hicanodonta auch bei + Gravigrada vorkommen. Unter diesen sind sie aber nur von den plistocänen + Mylodontidae bekannt, nicht von den älteren + Gravigrada. Dies führt Scott zu der am wenigsten unwahrscheinlichen Ansicht, daß die ancestralen Xenarthra unter dem Haarkleid in der Lederhaut verborgene Verknöcherungen besaßen, die bei den Gürteltieren und den nahe verwandten + Glyptodontidae zum bekannten Panzer sich fort-

entwickelten, bei den übrigen Xenarthra verloren gingen, mit Ausnahme der +Mylodontinae.

Zweckmäßig schließt sich an das Besprochene eine vollständige diagnostische Übersicht sämtlicher Xenarthra an, in der also auch die recenten Familien in vereinfachter Form aufgenommen, aber des Vergleiches halber wie fossilisierte Formen behandelt sind.

Unterordnung **Hicanodonta** Ameghino.

Hautskelet als regelmäßige Knochenplatten mit epidermoidalen Hornplatten, zu einem Panzer vereinigt, vorhanden. Wenigstens $\frac{1}{4}$ zylindrische, schmelzlose, permanente Zähne mit offener Wurzel in geschlossener Reihe, ausnahmsweise einer im Intermaxillare. Wenigstens 2—3 Halswirbel verwachsen. Intermaxillare gut entwickelt. Jochbogen vollständig. Lacrymale meist klein, mit orbitalem Foramen lacrymale. Kein Foramen coracoscapulare. Trochanter tertius meist vorhanden. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen. Navikulare Gelenkfläche des Talus eben.

1. Familie: DASYPODIDAE. Jochbogen ohne absteigenden Fortsatz. Mandibula gestreckt, ihr Ramus ascendens steigt schräg empor. Außer den 8—13 sakralen und pseudosakralen Wirbeln verschmelzen nur der 2., 3. und 4. Halswirbel zu einem mesocervicalen Knochen. Clavicula vorhanden. Schädel niedrig; Rostrum kurz oder verlängert.

1. Unterfamilie: **Dasypodinae.** Intermaxillare und entsprechender Teil des Unterkiefers ohne, ausnahmsweise mit einem Zahn. Wenigstens $\frac{7}{7}$, meist zahlreichere Zähne, von denen wenigstens die vorderen stiftförmig oder subzylindrisch sind. Rückenpanzer ausschließlich aus bewegbaren Gürteln und einem Beckenschild bestehend, oder die verschieden zahlreichen Gürtel liegen zwischen einem Schulter- und Beckenschild. Mandibula niedrig, im symphysialen Teil V-förmig; ihr Condylus flach oder konkav. Humerus mit Foramen entepicondyloideum.

2. Unterfamilie +**Peltephilinae.** Frontalzähne im Intermaxillare und Unterkiefer in lose geschlossener Reihe mit den hinteren. Zähne $\frac{4}{4}$ stiftförmig. Kopfschild mit großen Knochenplatten, die 2 vordersten mit einem Horn. Lacrymale groß. Mandibula im symphysialen Teil U-förmig gebogen. Condylus sehr niedrig, im Niveau der Zahnreihe, konvex. Humerus mit ovoidem Condylus radialis.

2. Familie +GLYPTODONTIDAE. Jochbogen bildet durch starke Entwicklung einen Orbitalring und hat einen großen absteigenden Fortsatz. Mandibula kurz, hoch, der hohe Ramus ascendens steigt steil empor. Das Mesocervikale entsteht durch Koossifikation von Epistropheus mit Halswirbel 3—5 oder 6; das Trivertebrale aus dem 7. Hals- und dem 1. und 2. Thorakalwirbel. Es artikuliert mit der Dorsalröhre: die verschmolzenen 6.—11. Thorakal- und dem 1. Lumbalwirbel, woran sich gelenkig anschließt die aus den übrigen Lumbal- und Sakralwirbeln verschmolzene Lumbosakral-Röhre. Clavicula fehlt. Schädel kurz, hoch. Zähne $\frac{8}{8}$, wenigstens die hinteren mehrlappig mit verzweigter medianer Kauleiste. Carapax höchstens mit 3 teilweise bewegbaren Gürteln, meist ohne solche[1]).

1) Die folgende Verteilung rührt von Ameghino (1889), nicht von Brown (1912) her, wie neuerdings behauptet wird.

1. Unterfamilie + **Glyptodontinae.** Schwanz kurz, umgeben durch eine Anzahl Ringe mit dornigen Tuberkeln. Panzerplatten mit erhabenen Skulpturen oder Figuren.

2. Unterfamilie + **Sclerocalyptinae** (Hoplophorinae). Schwanz lang, an der Wurzel mit einer Anzahl beweglicher Ringe, distal mit einem langen, zylindrischen zugespitzten Tubus. Panzerplatten mit mehr oder weniger ausgesprochenen Figuren und Skulpturen.

3. Unterfamilie + **Doedicurinae.** Distaler Schwanztubus meist mehr oder weniger keulenförmig verbreitert. Panzerplatten ohne Zeichnung oder Figuren.

Unterordnung **Anicanodonta** Ameghino.

Hautskelet fehlt oder tritt in Form verborgener, unregelmäßiger Knochenplättchen nur vereinzelt auf. Höchstens $\frac{0 \cdot 0 \cdot 5}{0 \cdot 0 \cdot 4}$ schmelzlose, prismatische Zähne mit offener Wurzel. Sämtliche Wirbel getrennt. Intermaxillare meist klein bis rudimentär. Lacrymale klein oder groß mit facialem Foramen lacrymale. Jochbogen mehr oder weniger unvollständig. Processus coracoideus bildet Foramen coraco-scapulare. Navikulare Gelenkfläche des Talus konvex.

1. Familie + GRAVIGRADA. Zähne höchstens $\frac{0 \cdot 0 \cdot 5}{0 \cdot 0 \cdot 4}$. Schädel verlängert bis kurz. Jochbogen mehr oder weniger geschlossen, Jugale nur lose mit ihm verbunden, mit abwärts gerichtetem Fortsatz. Lacrymale zitzenförmig vorspringend mit großem Foramen lacrymale. Beide Unterkieferhälften im symphysialen Teil, der tütenförmig verlängert ist, verwachsen. 19—25 thorako-lumbale Wirbel. Schwanz mittellang bis lang. Hand pentadaktyl mit Rückbildung wenigstens der Randfinger. Phytophag.

a) Unterfamilie + **Megalonychinae.** Der vorderste Zahn caniniform, durch Diastem von den übrigen quadratischen bis querelliptischen getrennt, deren Kaufläche gegen die Mitte vertieft ist (colutodont) und zwei nach vorn divergierende Reihen bilden, in denen der letzte der kleinste ist. Intermaxillare mit 3 konvergierenden Y-förmigen Ästen, ausnahmsweise zu Platten verbreitert und dann mit kleinem Foramen incisivum. Trochanter tertius vorhanden. Tibia und Fibula frei. Hand pentadaktyl, mit den 3 medianen Fingern kräftiger und stärker bekrallt. Nagelphalangen gefurcht.

b) Unterfamilie + **Megatheriinae.** Zähne vierseitig bis queroval mit 2 scharfen, dachförmig erhobenen, queren Kauleisten (oxyodont); der letzte der kleinste, in geschlossenen, parallelen Reihen. Intermaxillare Y-förmig mit verlängertem basalen Ast. Schwanz mit sehr massiver Wurzel. Vorderextremität die längste. Hand mit Finger I rudimentär, wenigstens II—IV mit Krallen. Pubes und Ischia stark verlängert. Trochanter tertius fehlt. Tibia und Fibula verwachsen.

c) Unterfamilie + **Mylodontinae.** Kaufläche der Zähne gegen die Mitte vertieft (colutodont), die oberen dreieckig, die unteren rautenförmig; in geschlossener paralleler oder nach vorn divergierender Reihe, der letzte Zahn der größte und zweilappig. Intermaxillare mit einem äußeren und inneren Ast, die zum Ausschnitt am Vorderrande des Gaumens divergieren. Trochanter tertius geht im Plistocän verloren. Tibia und Fibula ursprünglich frei. Hand meist pentadaktyl; Finger I—III mit Krallen, IV und V unvollständig.

2. Familie: BRADYPODIDAE (Tardigrada). Zähne $\frac{0 \cdot 0 \cdot 5}{0 \cdot 0 \cdot 4}$ zylindrisch mit vertiefter Kaufläche, mit oder ohne Diastem und dementsprechend in parallelen oder divergierenden Reihen. Schädel kurz; Intermaxillare klein, im vorderen Gaumenausschnitt gelegen. Jochbogen unvollständig, da das große Jugale, mit großem Processus descendens, den Processus zygomaticus squamosi nicht erreicht. Unterkiefer-Symphyse verknöchert. 18—25 thoraco-lumbale Wirbel; Schwanz rudimentär. Vorderextremität länger als die hintere. 2—3 syndaktyle Finger und Zehen, gleichartig in Länge mit langen gebogenen Krallen. Trochanter tertius fehlt, Tibia und Fibula getrennt. Phyllophag (s. S. 216).

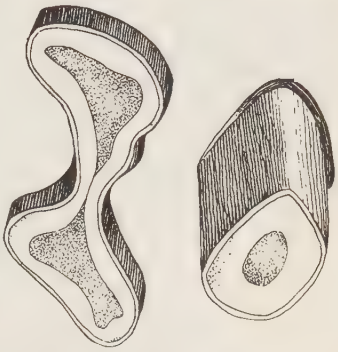


Fig. 139. Mylodon gracilis Burm. Unterkieferzähne, die Kauflächedem Beschauer zugekehrt. Nach Burmeister, nat. Gr.

3. Familie: MYRMECOPHAGIDAE (Vermilinguia). Zähne fehlen. Schädel langgestreckt. Intermaxillare rudimentär. Jochbogen ganz unvollständig; Jugale klein, griffelförmig. Unterkiefer-Symphyse knorpelig verbunden. 18—20 thoraco-lumbale Wirbel; Schwanz lang. Vordere Extremitäten nicht die längsten. Hand pentadaktyl mit exzessiver Entwicklung von Finger III und seiner Kralle, wodurch zunächst Rückbildung von I und V eintritt und das Auftreten auf die ulnare Seite verlegt ist. Trochanter tertius fehlt, Tibia und Fibula getrennt. Insectivor (s. S. 218).

An diese systematische Übersicht möge sich eine Besprechung der fossilen Familien und Unterfamilien anschließen; Ausgangspunkt seien dabei die DASYPODINAE, da sie unzweifelhaft den Vorfahren der Xenarthra am nächsten standen und die uns bekannten von ihnen sich herleiten (s. den Stammbaum S. 222).

Unter ihnen zeigen die 5 miocänen Genera +*Stegotherium* Ameghino, +*Proeutatus* Amegh., +*Pareutatus* Scott, +*Prozaëdius* Amegh. und +*Stenotatus* Amegh., die wir durch Ameghino und namentlich durch W. B. Scott kennen, zunächst große strukturelle Verschiedenheit, die auf eine lange Vorgeschichte hinweist. Gemeinsam ist ihnen, daß ein Milchgebiß nicht nachzuweisen war. Ebensowenig sind sie primitiv durch den Besitz von intermaxillaren Zähnen. Solche finden sich nur bei +Proeutatus und zwar je ein Zahn im Intermaxillare, genau so wie beim modernen Euphractus (Dasypus auct.). Übrigens hat +*Proeutatus* $\frac{9}{10}$ Zähne, insofern heterodont als oben die 2—3 vordersten prismatisch sind mit abgeschrägter Kaufläche, die hinteren, mit Ausnahme des letzten, zweilappig. Der Mantel des Zahnes und ein zentraler Kern besteht aus hartem, schmelzartigem Dentin, das dazwischen gelegene ist weicher und schleift daher schneller ab. Die miocänen Gürteltiere haben zwar ein, wenn auch kleines, Beckenschild, ein Schulterschild fehlt aber stets. Dafür treten zahlreichere bewegbare Gürtel auf. Hand und Fuß sind stets pentadaktyl und plantigrad.

Die recenten und plistocänen Dasypodinae — unter welchem Namen wir die verschiedenen Unterfamilien der Dasypodidae zusammenfassen — lassen sich aber nur ganz vereinzelt auf die bisher bekannten miocänen zurückführen. Dies ist der Fall mit Zaëdyus Amegh., der in +Prozaëdius

Amegh. seinen Vorfahren hatte. + *Stegotherium* Amegh. hat zwar in einigen Punkten eine entfernte Ähnlichkeit mit Dasypus (Tatusia), nach Scott stellt es aber eine Seitenlinie dar, die ausstarb. Bei keinem späteren Gürteltier findet sich die weitgehende Rückbildung der $\frac{1}{3}$ bis $\frac{5}{7}$ stiftförmigen Zähnchen, die auf einen kleinen Raum der Kiefer beschränkt sind und dieselben praktisch zahnlos machen. Damit gepaart geht Verlängerung des Rostrum sowie die Länge und Schlankheit des Unterkiefers, der einigermaßen an Myrmecophagidae erinnert. Es wäre aber unrichtig, hier deren Vorfahren zu suchen. Dieselben liegen zeitlich viel weiter zurück. Höchstens kann uns + Stegotherium, ein einseitig spezialisiertes echtes Gürteltier, eine Vorstellung davon geben, wie die Veränderung eintrat, die zu Myrmecophaga führte. Der bereits genannte + *Proeutatus* könnte in der Vorfahren-Reihe des plistocänen + Eutatus Amegh. liegen. Abgesehen von der viel ursprünglicheren Fußstruktur zeigt er aber auch Beziehungen zu den recenten Cabassous und Priodontes. Aus dem Plistocän Argentiniens

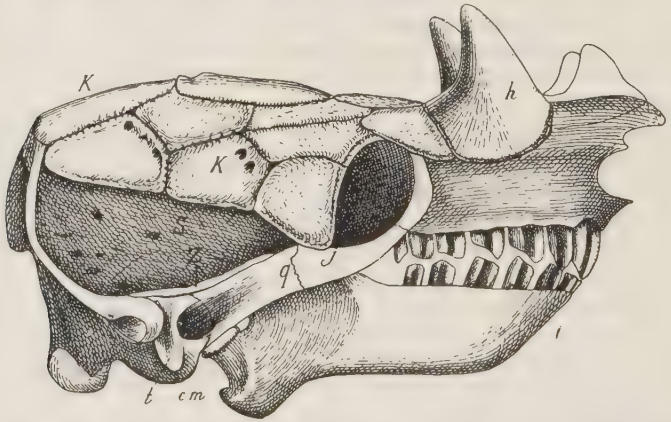


Fig. 140. Peltephilus ferox. Nach Ameghino, $^3/_4$ nat. Gr. *K* Knochenplatten, *h* mit hornförmiger Abänderung; *S* Squamosum; *Z* Processus zygomaticus; *J* Jugale; *q* Knochenstück, nach Ameghinos Deutung das Quadratum, *cm* Condylus mandibulae; *t* Tympanicum.

und Brasiliens sind verschiedene, auch heute noch lebende Genera bekannt geworden. Daneben aber auch das ausgestorbene + *Chlamydotherium* Lund von Rhinoceros-Größe. Überhaupt treten die miocänen Gürteltiere im allgemeinen in Größe weit zurück hinter den plistocänen.

Als aberranter Seitenzweig der Dasypodidae hat die Unterfamilie der vermutlich carnivoren + Peltephilinae zu gelten. Von ihrem miocänen Repräsentanten + *Peltephilus* Amegh. nennt unsere Übersicht die wichtigsten Merkmale, die vieles Merkwürdige aufweisen. Das Kopfschild besteht aus 19—21 regelmäßig angeordneten dicken Knochenplatten, von denen das vorderste Paar, das dem Maxillare und Nasale aufliegt, sich zu voluminösen Hörnern erhebt. Zweifelhaft ist, ob davor ein zweites Paar lag. Von den $\frac{7}{7}$ Zähnen liegt der 1. im Intermaxillare, der 1. untere ist exzessiv klein. Alle haben eine schmelzartig harte Dentinbekleidung. Das Tympanicum bildet nach Scott eine große Bulla ossea; es beteiligt sich nur geringfügig an der Bildung des Meatus auditivus externus, dessen dorsale Wand dargestellt wird durch den Proc. zygomaticus, die vordere durch den Proc.

postglenoides, der sich dem Tympanicum anlagert. Wegen des ungewöhnlich tiefen Ursprunges des Proc. zygomaticus scheint der Meatus die Wurzel des Jochbogens zu durchbohren. Unerklärt ist noch die Naht zwischen Squamosum und dessen Proc. zygomaticus.

Die 2. Familie der Hicanodontidae, die + **Glyptodontidae,** ist auffällig ausgezeichnet durch die endliche Umbildung des Rückenpanzers zu einem hochgewölbten, unbeweglichen Carapax, der Ursache wurde der auch auf S. 197 beschriebenen Verwachsungen in der Wirbelsäule. Er setzt sich aus vier- bis mehreckigen festverbundenen Knochenstücken von verschiedener Skulptur und Zeichnung zusammen. Sie wurde, ebenso wie die Art der Bepanzerung des Schwanzes, in den Unterfamilien (s. S. 224) taxonomisch verwertet. Dieses einheitliche Stadium des Panzers der

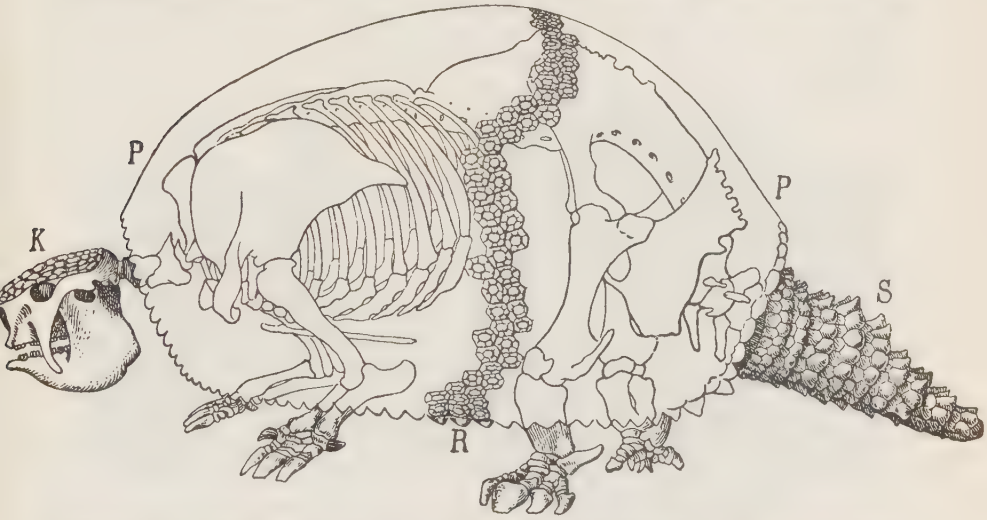


Fig. 141. Glyptodon asper Burm. $^1/_{17}$ nat. Gr. Aus verschiedenen Figuren Burmeisters zusammengestellt. *K* Kopfschild; *S* Schwanzpanzer. Rumpfpanzer (*P*) im Umriß, nur einige Reihen (*R*) der Panzerplatten sind dargestellt. Insoweit das Skelet innerhalb des Panzers liegt, sind nur seine Konturen angedeutet. Sie machen bereits die Verschmelzung der thorakalen, lumbalen und sakralen Wirbel deutlich.

+ Glyptodontidae unterscheidet sich von dem der Dasypodidae. Bei diesen hat der Panzer wenigstens 3 bewegliche Gürtel, die in seiner Mitte gelegen, aus je einer Reihe viereckiger Knochenschuppen bestehen, welche den Vorderrand des folgenden Gürtels mehr oder weniger bedecken. Was ist der primitive, was der abgeleitete Zustand? Wir dürfen annehmen, daß bei den gemeinsamen Vorfahren die Haut Verknöcherungen bildete, als Erbstück von niedrigen Vorfahren, unter gleichfalls ererbten Hornschuppen gelegen, welche ersteren entsprachen. Dieselben waren auf der Rückenfläche des Rumpfes in Reihen angeordnet, wie dies Chlamydophorus retusus Burm. noch heute aufweist. Verschmelzung derselben trat ein, wodurch ein Becken- und Schulterschild entstand; letzteres aber erst bei den postmiocänen Arten. Dem Grade der Verschmelzung entsprach umgekehrt die Zahl der Gürtel, die sich erhielt. Höher war und blieb sie im allgemeinen bei primitiveren Arten, während sie geringer wird bei weniger primitiven Arten

und bis auf 3 sinken kann (Tolypeutes). Das Maximum der Verschmelzung fand bei +Glyptodontidae statt.

Die miocäne Unterfamilie der +Glyptodontinae mit den Genera +*Propalaeohoplophorus* Amegh., +*Cochlops* Amegh., +*Eucinepeltus* Amegh. und +*Asterostemma* Amegh. zeigen den Weg. Ihr Carapax hatte Querreihen von Knochenplatten oder selbst Querbänder, von denen die vorderen 2 oder 3 einander am Rande überlagerten, was auf eine, wenn auch beschränkte Beweglichkeit hinweist.

Diese miocänen Glyptodonten, die bald ausgestorben zu sein scheinen, sind zunächst weit kleiner als die plistocänen; primitiver als diese und konvergieren nach Scott deutlicher mit den Dasypodidae zu einem gemeinsamen Vorfahren. Im übrigen entfernen sie sich nur wenig von den jüngeren. Nach den Haargruben in den Knochenplatten zu urteilen, war das Haarkleid nur sparsam entwickelt. Das Gebiß war stets $\frac{8}{8}$; bei +*Pro-*

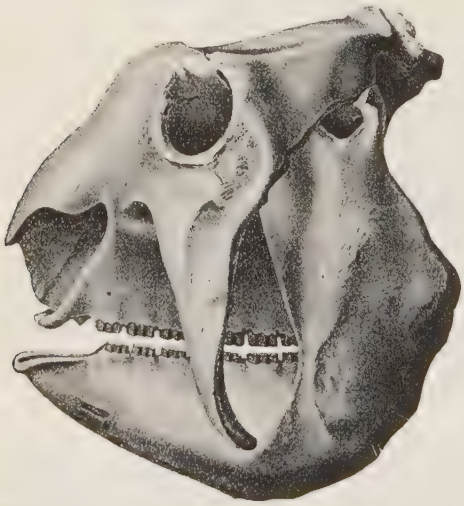


Fig. 142. Glyptodon. Ungefähr $^1/_6$ nat. Gr. Nach Burmeister.

Fig. 143. Links: obere linke Zahnreihe, rechts: untere rechte Zahnreihe von Glyptodno reticulatum Owen. Plistocän von Argentinien. $^2/_9$ nat. Gr. Nach H. Burmeister.

palaeohoplophorus zeigt es noch Spuren von Intermaxillarzähnen. Die Zähne waren noch weniger hypselodont. Sie werden — auch die vorderen — erst im Plistocän komplizierter, ebenso wie die mediane Kauleiste von härterem Dentin, die stark verästelt wird. Mit dem geologisch jüngeren Alter accentuiert sich mehr die Verkürzung des Schädels in seinem rostralen Teil, werden die Orbitae enger, die Muskelkämme schwächer, die Lufthöhlen (Bd. I, Fig. 157) ausgedehnter und entsprechend dem zunehmenden Hypselodontismus die Kiefer höher und damit der Ramus ascendens des Unterkiefers vertikal ansteigender. Diese jüngeren Arten sind vertreten durch +*Glyptodon* Owen, dessen verschiedene, bis 2 m lange Arten sich im Plistocän von Argentinien bis Mexiko und Florida verbreiteten und in den Höhlen Brasiliens bis ins Diluvium erhielten. Im oberen Pliocän von Texas wurde +*Glyptotherium* Osborn angetroffen. Auch weitere Genera bezeugen die Blütezeit dieser Unterfamilie im jüngeren Tertiär, namentlich Süd-Amerikas. Sie erscheinen als ein Seitenast, der sich so früh von den

Dasypodidae abzweigte, daß er die der Stammform der Xenarthra zugrunde liegende Neigung der Ausbildung eines absteigenden Fortsatzes am Jochbogen, einzig unter Hicanodonta zur Entwicklung bringen konnte.

Diese genealogische Betrachtung gilt natürlich auch für die in unserer Übersicht kurz charakterisierten zwei weiteren Unterfamilien: die +Sclerocalyptinae mit +*Sclerocalyptus* Amegh., +*Lomaphorus* Amegh., *Panochthus* Burm. u. a., von denen der letzte das Maximum unter Glyptodontidae erreichte. Es sind sämtlich Genera aus dem Plistocän von Argentinien und Brasilien. +*Brachyostracon* Brown vertritt die Unterfamilie in Mexiko.

Die 3. Unterfamilie der +Doedicurinae tritt bereits mit +*Metopotaxus* Amegh. im Miocän von Santa Cruz auf. Aus dem Plistocän von Brasilien und Argentinien wären zu nennen +*Neuryurus* Amegh. und +*Doedicurus* Amegh.

Unterordnung: **Anicanodonta** Ameghino.

Wenden wir uns jetzt dieser Unterordnung zu und lassen die bereits behandelten, ausschließlich recenten Bradypodidae und Myrmecophagidae

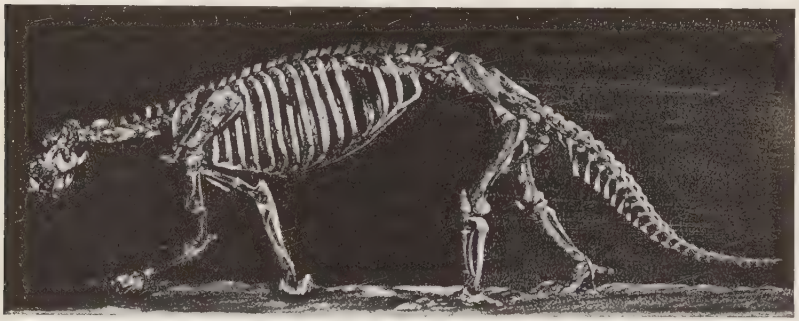


Fig. 144. Skelet von Hapalops aus dem Miocän Patagoniens. Körperlänge ungefähr 1 m. Nach W. D. Matthew.

ruhen, so bleiben noch die +**Gravigrada** zu besprechen. Es sind meist plumpe, in den paläontologisch jüngeren Formen meist große Pflanzenfresser mit hinteren plumpen Extremitäten, auf denen sie sich aufrichten konnten, gestützt auf dem namentlich in seinem basalen Teil außerordentlich kräftigen, mittellangen Schwanz. Die Körperlast liegt dabei im ursprünglich plantigraden Fuß, stets mehr auf dessen fibularer Seite. Die vorderen Extremitäten waren Grab- oder Greiforgane. Der meist niedrige, häufig gestreckte Schädel hat ein hufeisenförmiges, lose verbundenes Tympanicum und ein Entotympanicum. Orbita und Temporalgrube sind in weiter Verbindung. Der Alveolarkanal des Unterkiefers hat einen hinteren Ast, der entweder auf der Innenseite des aufsteigenden Astes ausmündet, wie bei +Megatheriinae und einzelnen +Megalonychinae, oder an der Außenseite wie bei letzteren und den +Mylodontinae. Die hinteren thorako-lumbalen Wirbel zeigen verschiedene Stufen der xenarthralen Gelenkung.

Diese Diagnose ergänzt einigermaßen die Aufzählung der Merkmale in unserer diagnostischen Übersicht (S. 224). Wir entnehmen diese Merkmale, ebenso wie die dort angewandte Dreiteilung, den durch wohlerhaltene Reste

bekannten plio-plistocänen + Gravigrada. Vergleichen wir damit die miocänen, wie wir sie namentlich durch Ameghino und Scott aus dem Santa Cruz kennen, so fällt zunächst der größere Reichtum an Arten auf, die der Mehrzahl nach ausstarben; nur wenige setzten sich in den jüngeren Nachkommen fort. Letzteren gegenüber sind sie meist klein, selbst sehr klein. Daß etwa erwartete Hautverknöcherungen nicht angetroffen wurden, ist nicht verwunderlich, da diese nur von + Mylodontinae bekannt sind, und diese Unterfamilie im Santa Cruz nur in spärlichen, unvollständigen Resten vertreten ist. Der Schädel ist auffallend klein, niedrig und zylindrisch, der Hirnschädel gewölbt, mit schwachen Muskelkämmen, von denen der sagittale ganz fehlen kann. Eine präorbitale und postorbitale Einschnürung des Schädels ist meistens ausgesprochen. Processus postorbitales des Frontale und Jugale sind höchstens nur schwach entwickelt, daher Orbita und Temporalgrube in weiter Verbindung. Bei den sicher bestimmbaren Geschlechtern verhält das Gebiß sich ungefähr so wie in den 3 Unterfamilien unserer Übersicht. Meist ist der 1. Zahn in jeder Kieferhälfte durch ein verschieden großes Diastem von den übrigen getrennt. Auch dort, wo er nicht caniniform ist, unterscheidet er sich durch geringere oder erheblichere Größe. Die Frage, ob er wohl ein Caninus sei, da der des Oberkiefers vor den des Unterkiefers fällt, wurde auf S. 205 besprochen. Die Wirbelsäule setzt sich im allgemeinen aus 7 Cervikal-, 21—22 Thorakal-, 3—4 Lumbal- und 5—6 Sakralwirbeln zusammen. Der Schwanz enthält meist ca. 20 Wirbel, ist von mittlerer Länge und großer Stärke, mit äußerst umfangreicher Basis; er verschmälert sich aber schnell. Der lange Thorax erinnert an Choloepus; die accessorischen Zygapophysen der hinteren Thorakal- und der Lumbalwirbel sind weniger ausgebildet als bei den plistocänen Repräsentanten. Die Centra dieser Wirbel sind durch einen starken Venenkanal durchbohrt, der auf der Ventralfläche mit 2 Öffnungen beginnt und im Vertebralkanal ausmündet (s. S. 198). Clavicula vorhanden; im Becken verbreitert sich, mit Zunahme der Größe und des Körpergewichtes, das Ilium bis ins Exzessive (I. Fig. 105); Foramen entepicondyloideum vorhanden; Radius und Ulna, Tibia und Fibula frei. Hand mit 5 funktionierenden Fingern mit Krallen; Finger II, III und IV bedeutend länger und stärker; alle Phalangen frei. Die Hand war noch plantigrad, zeigt aber im Ellbogengelenk die beginnende Neigung auf der ulnaren Seite sich aufzustützen. Im Fuß, der nur ungenügend bekannt ist, tritt bereits Zehe IV und V zurück, gegenüber den 3 inneren, die auch stärker bekrallt sind. Aus der Fußstruktur von + *Prepotherium* folgt, daß bereits das Körpergewicht auf die fibulare Seite verlegt wurde.

1. Unterfamilie: + Megalonychinae. Soweit unsere Kenntnis bsi jetzt reicht, dürfen wir diese Unterfamilie als die zentrale Gruppe der + Gravigrada beschauen, insonderheit das Genus + *Hapalops* Amegh. (Fig. 144), dessen zahlreiche, sehr verschieden große Arten offenbar in verschiedenen Horizonten des Ober-Miocän lebten, sämtlich ausgezeichnet durch den 1. oberen, gleich hinter der intermaxillo-maxillaren Naht gelegenen Zahn, der caniniform, zylindrisch oder seitlich komprimiert ist. Hinter einem verschieden langen Diastem folgen die hinteren Zähne: subquadratisch, queroval oder schwach dreieckig. Das Maxillare erstreckt sich als dünne Platte, ohne verdickten Endrand, nach vorn über den 1. Zahn hinaus und bildet die Seitenwand des vorderen Nasenloches; daran schließen sich die

beiden distalen Äste des Y-förmigen Intermaxillare, dessen basaler Ast verschiedene Länge hat und dementsprechend auch der prädentale Teil der Mandibula. Hand und Fuß pentadaktyl und plantigrad. Erstere charakterisiert durch das starke Überwiegen von Finger II, III, IV und die verlängerten Metacarpalia IV und V; der Fuß durch das starke Überwiegen der 3 inneren Zehen und die Verkürzung der dicken entsprechenden Metatarsalia. Scott sieht in + Hapalops den direkten Vorfahren von +*Notrotherium* Lydekker (s. unten), ferner einen kollateralen Vorfahren, vielleicht durch das miocäne +*Megalonychotherium* Scott, von +*Megalonyx* Jeff. Dieses seit 1796 bekannte Genus aus dem Plistocän von Nord-Amerika erreicht in +*M. Jeffersoni* Leidy die Größe eines Ochsen. Der Bradypus-artig verkürzte Schädel hat abgestutzte Schnauze und großen 1. Zahn. An Megalonyx knüpfen sich wichtige durch Anthony (1918) und Matthew (1919) erörterte Fragen über die Herkunft der Säugetierfauna der großen Antillen, die einer ehemaligen landfesten Verbindung derselben mit dem kontinentalen Amerika das Wort redet. Dafür scheint auch zu sprechen, daß auf ihnen + Gravigrada angetroffen sind. So auf Cuba +*Megalocnus* Leidy, der als größter Bärengröße erreichte, nahe verwandt war mit Megalonyx, aber nicht mit den plistocänen südamerikanischen + Gravigrada. Weit kleiner waren die ursprünglicheren Genera. +*Mesocnus* Mill., +*Microcnus* Mill. und der nahe verwandte +*Acratocnus* Anth. von Porto Rico. Namentlich aber +*Microcnus* Matth. nur von Katzengröße. Damit wird auch die neueste Darlegung von Abel (Amerikafahrt 1925) annehmlich, daß es — abgesehen vom terrester gewordenen + Megalocnus — arboricole Tiere waren, die vom ehemaligen Vorhandensein von mit Mangrovevegetation bedeckten Untiefen und kleinen Eilanden Gebrauch machten zur Einwanderung vom Süden oder Westen her ohne landfeste Verbindung.

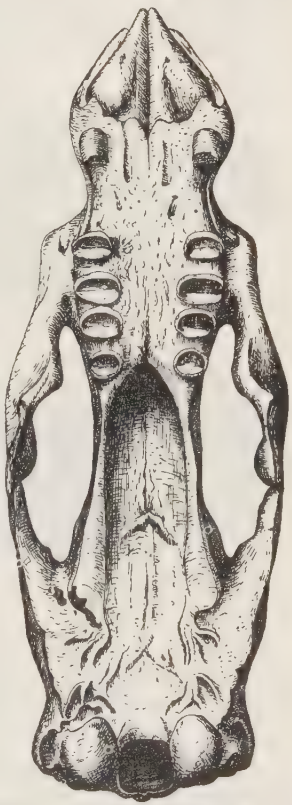


Fig. 145. Hyperleptus garzonianus. Nach Ameghino. Ungefähr $^1/_4$ nat. Gr.

Mit + Hapalops ist das ebenfalls miocäne Genus +*Hyperleptus* Amegh. eng, und +*Eucholoeops* Amegh. entfernter verwandt; beide starben ohne Nachkommen aus. Die beiden miocänen Megalonychinae +*Planops* Amegh. und +*Prepotherium* Amegh. werden durch Scott zur Gruppe der +Planopsidae erhoben. Er sieht in ihnen nahe Verwandte der + Megatheriinae.

Derzeit hat +*Schismotherium* Amegh. aus den Santa Cruz-Schichten, z. B. durch den schlanken Femur, durch die Gleichartigkeit der Finger und Zehen, als der Megalonychide zu gelten, der sich wohl am wenigsten von den Vorfahren der + Gravigrada entfernte.

Die 2. Unterfamilie MEGATHERIINAE wird in unserer Übersicht genügend charakterisiert. Von †*Nothrotherium* Lydek. (Coelodon Lund) aus dem Plistocän von Brasilien, Texas und Kalifornien, das nach Reinhardt arboricol war, wurde bereits gemeldet, daß es von †Hapalops herzuleiten sei unter Verlust des 1. Zahnes des Ober- und Unterkiefers und Pneumatisation des Pterygoid. Von manchen Autoren wird es überhaupt den †Megalonychinae zugerechnet, denen es sich denn auch anschließt durch die kleinen Backenzähne ohne dicken Zementmantel und durch die gewöhnliche Form der beiden Gelenkrollen der tibialen Gelenkfläche des Talus. Beides im Gegensatz zu †*Megatherium* Cuv. dessen voluminöse Zähne eine dicke Zementlage haben und bei dem das genannte Gelenk eigentümlich ist durch die Zapfenform der inneren Gelenkrolle. Dieses seit 1789 beschriebene Genus ist in verschiedenen Arten aus dem Plistocän von Süd-, Zentral- und Nord-Amerika bekannt. Am besten durch †*M. americanum* Blumb., fast von Elefantengröße. Trotzdem konnte der Körper, wohl zum Zwecke des Abbrechens von Zweigen, der Blattnahrung halber, aufgerichtet werden: eine bipede Haltung, die Abel, wie bei †*Mylodon* (s. unten), als die beständige annimmt. Die gewaltigen Hinterextremitäten mit entsprechender Muskulatur, der starke, stützende Schwanz, die exzessiv weiten Ilia, geeignet um die Eingeweide zu tragen, berechtigen zu diesem Schluß. Am stärksten ist der Fuß umgeformt, da Zehe I und II rudimentär, III äußerst kräftig ist, mit großen Krallen; IV und V ohne diese aber mit langen Metatarsalia; auf ihnen ruhte das Körpergewicht. In der Hand ist Finger I rudimentär, II und III hatten lange Krallen und kurze Metacarpalia; auch IV hat eine mächtige Kralle und, ebenso wie V, lange Metacarpalia. Mit der ulnaren Seite wurde aufgetreten.

Fig. 146. A Schädel von rechts; B von unten; C Hand; D Fuß von Mylodon; aus dem Plistocän Argentiniens. 1/9 nat. Gr. Nach R. Owen.

3. Unterfamilie: MYLODONTINAE. Ihre Vorgeschichte ist zur Zeit noch dunkel, insofern als sie im Santa Cruz nur fragmentarisch durch †*Nematherium* Amegh. und †*Analcitherium* Amegh. vertreten sind, deren Hand und Fuß wohl noch mit denen von †Hapalops übereinstimmte. Beide waren die vermutlichen Vorfahren der plio-plistocänen Arten, bezüglich derer Scott hervorhebt, daß, wenn sie nicht beständen, die miocänen keinen

Anlaß gegeben hätten zur Gründung der Unterfamilie der Mylodontinae. Man hätte sie den +Megalonychinae eingereiht, so nahe sind die Beziehungen namentlich zu den +Planopsidae (s. S. 231). Die bekanntesten Arten stellen 2 Typen dar. Von diesen hat +*Scelidotherium* Amegh., fast von Mylodon-Größe, aus dem Pliocän und Plistocän von Süd-Amerika, gestreckten Schädel mit starkem Intermaxillare, das verlängert ist, ebenso wie der entsprechende, verschmälerte Teil des Unterkiefers; das Lacrymale ist groß, prominent; die Zahnreihen ohne Diastem, parallel; Zähne schräg gestellt, auf dem Querschnitt schmal zusammengedrückt, gebuchtet. Humerus mit Foramen entepicondyloideum. Der nächste, vielleicht etwas primitivere Verwandte ist +*Catonyx* Amegh. aus brasilianischen Höhlen. Den anderen Typus bildet +*Mylodon* Owen mit +*M. harlani* Owen von Elefantengröße (Fig. 146), + *Paramylodon* Brown aus dem Pliocän und Plistocän von Nord-Amerika und dem ungefähr gleichgroßen +*Eumylodon* Amegh. aus Süd-Amerika. Kleiner war der verwandte +*Lestodon* Gerv. Ihr Schädel ist im Schnauzenteil verkürzt und verbreitert, mit sehr kurz-dreieckigem Zwischenkiefer. Unterkiefer-Symphyse breit; Lacrymale klein, nicht prominent. Zahnreihen nicht geschlossen, divergierend, Zähne mehr dreieckig. Nach Kraglievich nahmen sie ihren Ursprung aus +*Lymodon* Amegh., vermutlich aus dem Oligocän von Argentinien, von geringerer Größe, mit gestrecktem Schädel, engem Gaumen, großem Intermaxillare, enger, langer Unterkiefer-Symphyse. Hierauf folgte im Obermiocän der mittelgroße +*Promylodon* Amegh. Ein naher Verwandter von +Mylodon war +*Grypotherium* Reinh. Die Art +*Gr. darwini* Owen, gleichfalls ein Riese, wie der über 60 cm lange Schädel beweist, erfuhr eine ganz eigene Spezialisierung in den Intermaxillaria (Fig. 148), die einen gebogenen Fortsatz zu den Nasalia senden. Hierdurch kommt ein vor den seitwärts gerichteten Nasenlöchern gelegener Abschluß des Schädels zustande, an dem sich das Vomer beteiligt. Reinhardt bringt diesen einzig dastehenden Bau, der an +Rhinoceros tichorhinus erinnert, mit dem Besitz einer großen, beweglichen Oberlippe in Verbindung. Er war der Grund für den Schwund der oberen Zähne. Von Interesse ist, daß diese Art noch ein Zeitgenosse des Menschen war. In einer Höhle bei Ultima Esperanza, Patagonien, fanden sich zahlreiche zum Teil durch den Menschen gespaltene Knochenreste, die als +*Gr. domesticum* Roth (+Neomylodon Listai Amegh.) beschrieben wurden. Daneben ausgezeichnet erhaltene, in verschiedenen Museen bewahrte Hautstücke mit Cutisknöchelchen und zahlreiche Kot-

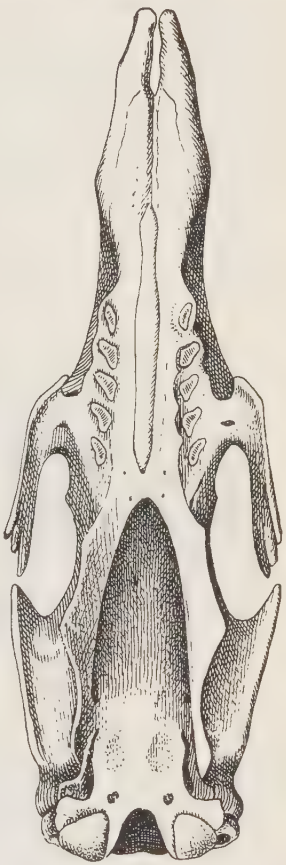


Fig. 147. Scelidotherium leptocephalum Owen; von der Ventralfläche. $^1/_5$ nat. Gr. Nach Burmeister.

ballen, was Anlaß wurde zu der Annahme, daß dieser letzte Gravigrade als Masttier gehalten wurde (S. 190).

Immer wieder kam in obiger Besprechung, wie auch im Stammbaum (S. 222), die Ansicht zum Ausdruck, daß wir in den + Gravigrada zunächst die Vorfahren der Bradypodidae sehen dürfen. Ferner, daß sie auch mit den Myrmecophagidae ancestral zusammenhingen. Wie und wann ist noch nicht klar. Ein solcher Zusammenhang kann aber allein erklären das wiederholte Auftreten eigentümlicher Merkmale innerhalb der Anicanodonta. Als solche gemeinsame Erbstücke nenne ich die Pneumatisation des Pterygoid (+ Nothrotherium, Choloepus, Bradypus torquatus, Myrmecophaga); die ausgußartige Verlängerung des symphysialen Teiles des Unterkiefers bei zahlreichen + Gravigrada, Choloepus u. a. m.

Der anfänglich in seiner Verschiedenheit verwirrende Bau von Hand und Fuß entspricht nur zum Teil der Verschiedenartigkeit der Lebensweise und Nahrung der recenten und fossilen Xenarthra überhaupt. Sie sind terrester und ausgezeichnete Gräber, andere in verschiedenem Grade

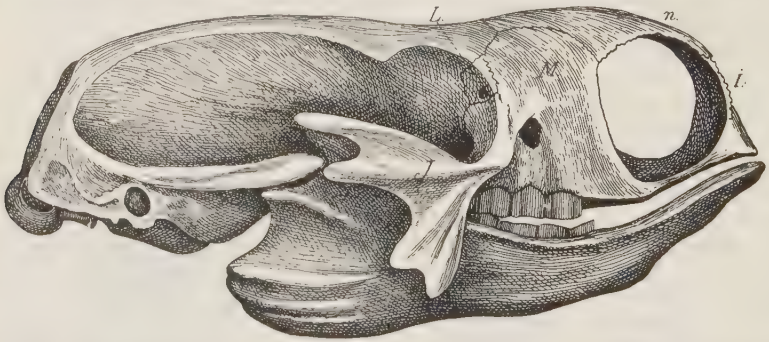


Fig. 148. Grypotherium darwini Owen. Nach Burmeister. $^2/_3$ nat. Gr. *I* Intermaxillare; *n* Nasale; *M* Maxillare; *L* Lacrymale; *J* Jugale.

arboricol. Ursprünglich insectivor, haben sich manche zur Termitophilie spezialisiert oder sind carnivor (+ Peltephilus) oder omnivor geworden. Mit zunehmender Größe trat Genuß von aufgegrabenen Pflanzenwurzeln in den Vordergrund, schließlich reine Phyllophagie (Bradypodidae).

Bei näherem Zusehen läßt sich die Fußstruktur genealogisch aufklären und auf den Typus der Gräber und Kletterer zurückführen. Die ursprüngliche Hand war pentadaktyl und isodactyl und gewiß plantigrad, mit dem gebräuchlichen Überwiegen von Finger III. Wurde mit solcher Hand gegraben, so erstarkte II und IV und näherten sich in Ausmaß und Stärke Finger III. Solche Hand finden wir in + Hapalops, der Gräber war, aber daneben auch klettern konnte, wie die auffällige Verlängerung der schlank bleibenden Metacarpalia (und Metatarsalia) IV und V andeutet. Solche Verlängerung finden wir ja auch bei arboricolen Marsupialia und Rodentia. Wurde die arboricole Lebensweise ausgesprochener, so führte sie im Extrem zu den als Aufhängehaken gebrauchten 3- bis 2-hakig gebogenen zentralen Fingern (und Zehen) der als „Hängekletterer" bekannten Bradypodidae, während I und V Rückbildung erfuhren (Fig. 127). Meist aber wurde der Weg der Verlängerung der beiden äußeren Finger gefolgt, entsprechend der Verlagerung des Körpergewichtes beim Klettern auf

den Außenrand von Hand und Fuß. Die langen Metacarpalia IV und V z. B. bei + Scelidotherium, + Mylodon, auch bei inzwischen eingetretener Verkürzung oder Schwund der Phalangen, sind ein Erbstück kletternder Vorfahren, deren Nachkommen durch ihr ungeheures Körpergewicht auf den Boden verwiesen wurden, wo sie mit den voluminösen Fingern I—III, die mit gewaltigen Krallen ausgerüstet waren, die Grabfunktion, etwa nach Wurzeln, annahmen.

Bei der Entwicklung zu ausschließlichen Gräbern erhielten Finger IV und V stärkere Grabkrallen und verkürzten sich die stärker werdenden Finger. Finger III—V erhielten ähnlichen Bau, I und II blieben zurück, wenn nicht in Länge, dann doch in Volumen und Bekrallung: wie viele Dasypodidae zeigen. Dieses Schema erfährt viele Grade der Reduktion, die aber meist das Grundschema der Gräber verraten: 2 innere schlanke, 3 äußere starke Finger (Fig. 124).

Das bisher Dargelegte beruht auf der Kenntnis unschwer zu deutenden fossilen Materials, das uns an sicherer Hand bis ins Miocän zurückführt. Weiter zurück kommen wir ins Gebiet der Spekulation. Die Deutung der Reste wird unsicher; die geologische Schichtenfolge erfährt in Süd-Amerika einen Hiat zwischen dem unteren Eocän und dem mittleren Oligocän. Aus ersterem, aus den Notostylopsschichten, hat zwar Ameghino Dasypodiden mit den Namen + *Protostegotherium*, + *Meteutatus* u. a. beschrieben; ferner + *Protobradypus*, ein vermuteter Vorläufer der Bradypodidae. Es handelt sich aber um unvollständige Knochenreste und Panzerplatten, die höchstens beweisen können, daß damals bereits gepanzerte Dasypodidae und + Gravigrada lebten. Dasselbe gilt von den fragmentarischen Knochenresten und Zähnen aus den oligocänen Pyrotheriumschichten: von + *Glyptatelus*, + *Palaeopeltis* u. a., die vielleicht + *Doedicuridae* angehörten.

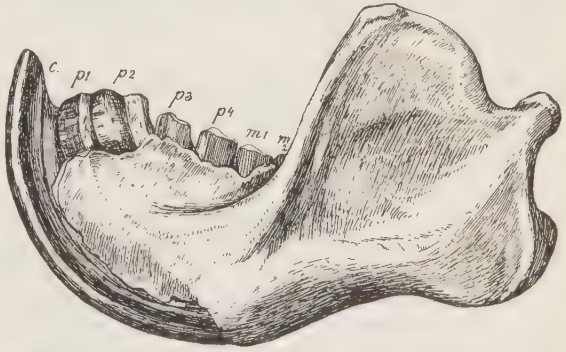


Fig. 149. Unterkiefer von Calamodon simplex Cope. Nach Wortman. Ungefähr $^3/_8$ nat. Gr.

Auch die aus dem Unter-Eocän von Ameghino als + *Adiastaltus* und + *Anathitus* beschriebenen unvollständigen Knochenreste, von denen ein Humerus, nach Winge, auf Myrmecophagidae weist, sprechen dafür, daß die Xenarthra in Süd-Amerika bereits im ältesten Tertiär, vielleicht früher, erschienen und dort indigen sind.

Daß Ameghino in + Adiastaltus einen Verwandten der Monotremen sah und von letzteren die Edentata herleitete, kam auf S. 45 zur Sprache.

Ernstere Erwägung als diese genealogische Phantasie, verdient die Hypothese von Wortman aus dem Jahre 1897, daß die Vorfahren der Xenarthra die + **Ganodonta** seien. Er begreift unter dieser Unterordnung

der Edentata die Familie der +**Conoryctidae** mit +*Conoryctes* Cope und +*Onychodectes* Cope, sowie die Familie der +**Stylinodontidae** mit +*Hemiganus* Cope, +*Psittacotherium* Cope, +*Calamodon* Cope und *Stylinodon* Marsh. Diese +Ganodonta aus dem Paläocän und Eocän Nord-Amerikas sind in ihren ältesten Formen charakterisiert durch reduzierte I, große C und mehrwurzelige, schmelzkronige P und M. Letztere sind trituberkular, werden aber bald abgeschliffen, so daß das Dentin bloß liegt. Im Verlaufe der historischen Entwicklung werden die Zähne hypsodont, wurzellos;

Fig. 150. Calamodon simplex Cope. $^1/_2$ nach Wortman. Linker Unterkiefer.

während der Schmelz nur noch in vertikalen Bändern auftritt (Taeniodonta Cope). Der älteste Vertreter der Stylinodontidae: +*Hemiganus* Cope hat $I\ \frac{0.\ 2.\ 3}{0.\ 2(?)3}$ $C\ \frac{1}{1}$ groß, $P\ \frac{?}{1.\ 2\ 3.\ 4}$ $M\ \frac{?}{1.\ 2\ \ 3}$. Die Incisivi haben nur an der Vorderseite Schmelz und geschlossene Wurzeln. So verhalten sich auch die Canini, vermutlich waren sie aber in der Jugend rundum mit Schmelz bedeckt, der dann aber jedenfalls hinten dünn war. +*Psittacotherium*, ein darauf-

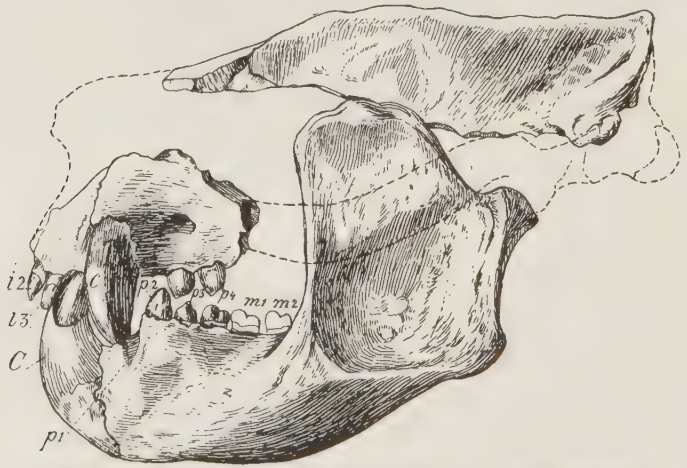


Fig. 151. Hemiganus otariidens Cope. $^1/_2$ nach Wortman.

folgendes Genus (Oberes Puerco) hat $I\ \frac{0.\ 0.\ 3}{0.\ 0.\ 3}$, $C\ \frac{1.\ 2.\ 3(?)}{1.\ 2.\ 3.\ 4}$, $M\ \frac{1.\ 2.\ 3.(?)}{1.\ 2.\ 3}$. Obere I mit lange dauerndem Wuchs, aber mit Wurzeln, meißelförmig abgeschliffen wie Nagezähne, da Schmelz nur vorn auftritt. Untere I kleiner, anfänglich auch hinten mit dünner Schmelzlage, gleichfalls durch Abschleifen meißelförmig. Diese zwei Genera erläutern bereits die Charakterzüge der Ganodonta: die Neigung nämlich die I zu verlieren; die geringe Entwicklung, endlich den Verlust des Schmelzes; die Ausbildung von Hypsodontie. Neben diesen Merkmalen, die sie mit Xenarthra gemein haben,

zählt Wortman weitere auf, welche die + Stylinodontidae in die engste Beziehung zu den + Gravigrada bringen und auf Blutsverwandtschaft deuten sollen.

Er schließt daher, daß alle südamerikanischen Xenarthra von nordamerikanischen + Ganodonta abstammen, da letztere älter seien als erstere, was auf eine Einwanderung von Norden her deute.

Wir wissen jetzt, daß auch in Süd-Amerika die Xenarthra bis ins Eocän, vielleicht noch weiter zurückgehen (s. oben). Daneben sind andere Schwierigkeiten gegen die Theorie von Wortman erhoben. Scott rügt, daß ihr die Voraussetzung zugrunde liegt, daß der 1. obere Zahn der + Gravigrada ein C sei. Dem widerspreche, daß derselbe hinter der maxillo-intermaxillaren Naht sitze und der untere hinter ihm liege; es seien also P $\frac{1}{1}$. Im Hinblick auf das auf S. 205 u. 230 Gesagte hat diese Beschwerde wohl an Bedeutung verloren.

Vielleicht von geringerer Bedeutung ist, daß die Verbindung der Lendenwirbel der + Ganodonta nomarthral ist, während kein Grund vorliegt, anzunehmen, daß die Eigenschaft, die allen Xenarthra zukommt, deren betreffende Wirbel wir kennen, erst im Santa-Cruz auftrat. Wortman meint aber, daß starke, nach hinten vorspringende Anapophysen von + Psittacotherium leicht den Ursprung abgeben konnten zur xenarthralen Gelenkung der Xenarthra.

Unzweifelhaft ist das Problem der Phylogenese der Xenarthra durch Wortman wesentlich gefördert, da seine + Ganodonta jedenfalls in intimer Beziehung zu ihnen stehen.

Neuerdings hat Matthew (1918) die Frage wieder aufgenommen. Er knüpft an den fast vergessenen wichtigen Fund von Osborn (1904) an, daß + *Metacheiromys* Wortm., aus dem Mittel-Eocän von Nord-Amerika, kein Chiromyide ist, sondern osteologisch ein unzweifelhafter, selbst moderner Dasypodide, aber mit schmelzbekleideten unteren C und nomarthraler Gelenkung. Er wurde durch Matthew aus seiner auch geographischen Isolierung erlöst durch den Nachweis eines damit verwandten älteren Genus + *Palaeanodon* Matth. mit kleinen, einwurzeligen Backenzähnen. Das vollkommene Skelet verrät, trotz seiner verschieden enprimitiven Merkmale, seine nahen Beziehungen zu den Xenarthra. Dadurch kommt Matthew zu dem Schluß, daß die beiden Genera, welche eine nomarthrale Wirbelsäule, ohne ischio-kaudale Verbindung, ferner schmelzbedeckte Canini und keinen Hautpanzer hatten, in der Unterordnung der + **Palaeanodonta** zu vereinigen, und, was die übrige Struktur anlangt, als direkte Vorfahren der heutigen Xenarthra und ihrer tertiären Vorläufer zu betrachten seien. Gegen eine direkte Vorfahrenschaft könnten sich nur geographische und faunistische Schwierigkeiten erheben[1]).

Matthew geht aber einen Schritt weiter und meint auch die Pholidota herleiten zu dürfen von einem primitiven Typus, wie er durch die + Palaeanodonta vertreten wird, die ihrerseits primitiven, vermutlich holarktischen Insectivora, den + Leptictidae und + Pantolestidae verwandt, entstammten. Wenn auch die Pholidota und Xenarthra in getrennte Ordnungen gehören, so gehören nach ihm beide zu „derselben natürlichen Überordnung der Edentata". Ein Schluß somit, zu dem uns auch die vergleichend anatomische Betrachtung führte. Für Matthew war hierbei von

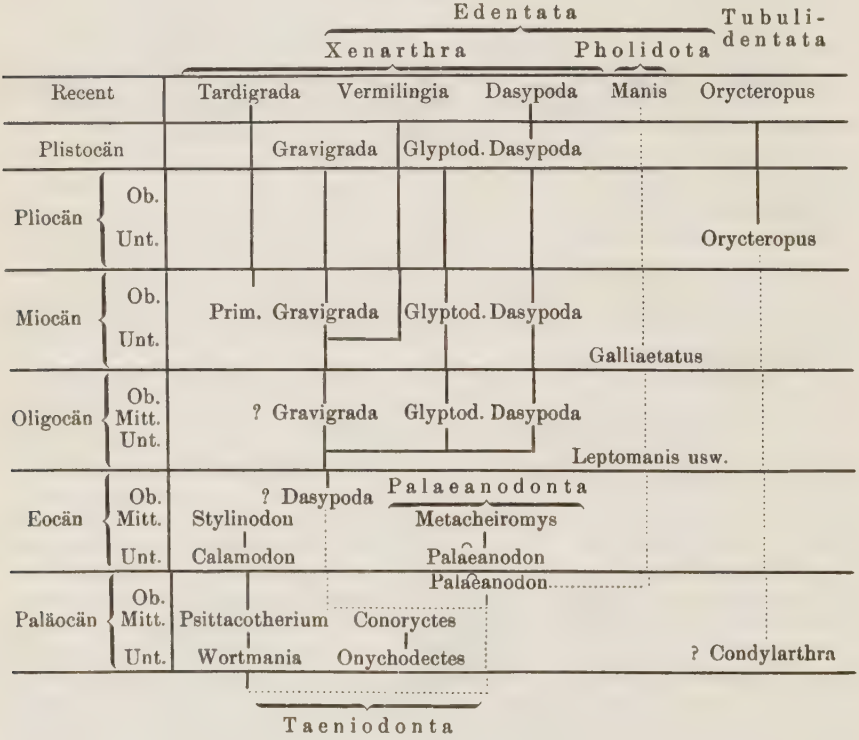
1) Da nach ihm die frühtertiäre Fauna von Süd-Amerika nicht direkt von irgendeiner tertiären Fauna von Nord-Amerika herzuleiten ist, weil ihr echte Carnivora durchaus fehlen, während in Nord-Amerika, vom Puerco ab, diese Ordnung gut vertreten ist.

Einfluß die neueren Auffassungen über die oligocänen und miocänen „Edentata“ aus Deutschland und Frankreich, die oben besprochen wurden.

Zum Schlusse lasse ich eine Wiedergabe der „Phylogenie der Edentata“ folgen, wie Matthew sich dieselbe im Jahre 1918 dachte. Sie findet einen Widerhall in unseren obigen Darlegungen über die Pholidota und Xenarthra und in der späteren Behandlung der Tubulidentata.

Phylogenie der Edentata.

(Nach Matthew.)



IX. Ordnung: Rodentia.

Die gut umschriebene Ordnung der Nagetiere umfaßt mit ihren etwa 2800 Arten mehr als ein Drittel der heutigen Landsäugetiere. Sie haben eine kosmopolitische Verbreitung bis zu den Polen und dem vereisten Hochgebirge; sie bewohnen die Wälder, Wüsten, Ebenen und Gebirge; manche führen eine amphibiotische Lebensweise, andere leben unterirdisch in Erdlöchern oder nach Art eines Maulwurfs; wieder andere sind Baumbewohner. Vielseitig hat sich der Körper an diese verschiedene Lebensweise angepaßt, und so gibt es unter ihnen kletternde, grabende, schwimmende, fliegende oder auf den Hinterbeinen springend sich fortbewegende Formen. Trotzdem gehen so ausgesprochene gemeinsame Züge durch

alle Formen hindurch, daß niemals Zweifel an ihrer Zugehörigkeit zu der in mancher Hinsicht altertümlichen Ordnung der Nager bestehen wird.

Ursprünglichen Charakter hat zunächst die Hautdecke bewahrt, in dem sehr häufigen Auftreten von Resten des Schuppenkleides, namentlich auf dem Schwanze, ferner an den Gliedmaßen. Auf dem Schwanze können sich die Schuppen zu Schuppenringen vereinigen, hinter denen die Haare hervortreten. Ausnahmsweise finden sich auch noch letzte Andeutungen auf dem Rumpfe als Warzen oder Hautfelderung. Besondere Größe erlangen die Schuppen auf dem platten Schwanze vom Biber, auf dem runden von Myopotamus, bei Anomalurus ventral in der Nähe der Wurzel des Schwanzes, der im übrigen nur mit kleinen, unter den Haaren verborgenen Schuppen bedeckt ist (I, Fig. 4). Sonst tritt bei guter Ausbildung der Schuppen die Behaarung zurück, was Anlaß gab bei vielen Nagetieren von sogenannten nackten Schwänzen zu reden. Hinter den Schuppen stehen die Haare meist zu dreien, seltener findet sich nur eins, noch seltener wird ihre Zahl größer. Aber auch dort, wo das Schuppenkleid zurücktrat, zeigt die Anordnung der Haare, daß sie die frühere Beeinflussung durch das-

Fig. 152. Heterocephalus glaber Rüpp., erwachsenes Weibchen. Die Haare sind in natura licht durchscheinend. Nat. Gr. Nach K. Toldt.

selbe noch zur Schau trägt. Gruppenstellung der Haare ist daher ganz allgemein. Es handelt sich hierbei um Gruppen von drei oder mehr Haaren (Caviinae, Hystricidae, Myoxus usw.). Auch falsche (Dipodidae z. B.) sowie echte (Castor, Georhychus) Bündel kommen vor [de Meijere].

Das Haarkleid ist bei den einen seidenartig fein, z. B. Lepus und Chinchilla, bei anderen mit Borsten untermengt, die in runde (Hystricidae usw.) oder platte Stacheln (Platacanthomys, Echinomys, Loncheres, Carterodon) übergehen. Letztere bilden Übergänge zu platten Haaren. Überhaupt ist der Unterschied zwischen Haaren und Stacheln in Hauptsache ein quantitativer; so wird es begreiflich, daß bei Erethizon und Sphingurus, insoweit sie in Klimaten leben mit jahreszeitlichem Temperaturwechsel, das wärmere Haarkleid im Winter zunimmt, im Sommer dagegen das Stachelkleid. Jahreszeitliche Unterschiede können sich überhaupt äußern in einem dichteren Winterpelz, der viele Nager zu geschätzten und viel gejagten Pelztieren macht. Häufig verbindet sich damit eine Winterfärbung. Am auffälligsten bei den winterweißen Hasen. Früher erklärte man denselben durch winterliche Umfärbung des bleibenden Haares. Es

handelt sich aber um einen Herbst- und Frühjahrs-Haarwechsel, von denen der erste den weißen Winterpelz liefert. Nur bei Heterocephalus geht das Haarkleid so sehr zurück, daß das unterirdisch lebende Tier fast nackt ist. Die an einzelnen Körperstellen gruppenweise meist aber vereinzelt stehenden Haare sind sinuöse Tasthaare (Fig. 152).

Mit der Lebensweise im Wasser verbindet, wenigstens verstärkt sich die Einrichtung des Haarkleides, daß auf dem Rumpfe zwischen den feineren Haaren längere, dickere als „Grannenhaare" auftreten. Sie halten eine Luftlage beim Tauchen fest und halten damit den mehr oder weniger wolligen Pelz von Myopotamus, Hydromys, Hypudaeus, Castor, Habrothrix, Fiber trocken. Haare können durch Bewimperung der Zehen, durch Ausbildung einer Haarbürste am Fußrande, z. B. bei Fiber, Habrothrix usw., den Fuß zu einem Schwimmfuß machen. Ausgiebiger geschieht dies durch Schwimmhäute. Unvollständig sind diese bei Fiber, vollständig bei Biber, Hydromys, Myopotamus.

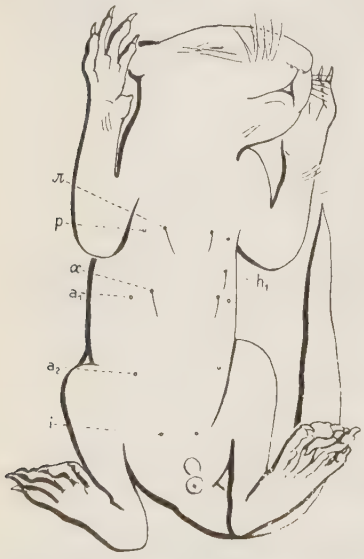


Fig. 153. Sciurus vulgaris, junges Weibchen. $^2/_3$ nat. Gr. p, a_1, a_2, i die 4 Zitzenpaare; π, α, h_1 ventrale Sinushaare. Nach Bresslau.

Zweizeilige Behaarung des Schwanzes mag eine Rolle spielen bei baumbewohnenden Nagern, die weite Sprünge wagen. Für solche sind verschiedene Nager außerdem mit Flughäuten ausgestattet, die als Fallschirme wirken. Dieses Patagium ist ein einfaches Plagiopatagium bei Sciuropterus; bei Anomalurus und Zenkerella reicht es bis an die Handwurzel; hinten sogar bis an die Zehen. Bei Pteromys und Eupetaurus gesellt sich dazu ein Propatagium vom Unterkiefer zum Arme und bei einzelnen die Andeutung eines interfemoralen Uropatagium, das zur Schwanzwurzel zieht. Diese Flughaut erhält Stütze durch einen knorpeligen Stab, der bei Anomalurus vom Olecranon, bei den übrigen vom Carpus ausgeht, bei Sciuropterus z. B. als knorpeliger Fortsatz des Pisiforme.

Schwellkörperhaltige Tasthaare kommen allgemein am Kopfe vor; man kennt sie auch als Carpalvibrissae von den Vordergliedmaßen. Als Eigentümlichkeit von Sciurus und Ratufa hat Bresslau (1912) außerdem an Brust und Bauch gelegene Sinushaare beschrieben, die beim Eichhörnchen, als 4—6 einzelstehende starke Haare aus vorgewölbten Warzen entspringend, die übrigen Bauchhaare um 2—3 cm Länge überragen. Bei Ratufa bilden sie zwischen Vorderbrust und Inguinalgegend eine doppelte Reihe zahlreicher Tasthaare. Ihrer Lage wegen bringt Bresslau sie in Verbindung mit dem Klettern auf schwanken Zweigen. Sie stehen nach ihm in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung des Milchdrüsenapparates.

Tubulöse Drüsen scheinen der Haut der Rodentia als Regel zu fehlen, alveoläre dagegen kommen allgemein den Haarbälgen zu, auch denen, die Stacheln tragen. Konglobierte Hautdrüsen treten vielfach

als Analdrüsen auf. Unpaar sind sie bei einigen Hystricomorphen und bei Pedetes, mit Ausmündung zwischen Präputial- und Analöffnung. Ihnen gehören die großen Drüsensäcke von Fiber zibethicus und die „Ölsäcke" des Bibers an. Daneben erscheinen häufig paarige Drüsen, die beim Weibchen in das Praeputium clitoridis, oder neben der Clitoris, beim Männchen zur Seite des Penis ausmünden (I, Fig. 277). Von diesen Präputialdrüsen sind namentlich die Bibergeilsäcke oder Castoreumdrüsen des Bibers bekannt. An anderen Körperstellen treten nur ausnahmsweise Drüsenanhäufungen auf; so bei Lemmus am Ohre, beim Murmeltier in der Wangengegend [Tiedemann], bei Microtinae an den Flanken und in der Leistengegend.

Die Milchdrüsen münden bald durch pektorale, bald durch abdominale Zitzen aus; es können auch, wie bei Leporiden, 2 pektorale und 3 abdominale auftreten. Ausnahmsweise hat Verlagerung statt, so bei Capromys auf den Oberschenkel; die vier Paare bei Myopotamus hoch auf die Seite des Rumpfes, desgleichen bei den Octodontinae; bei Erethizon oberhalb der Achselhöhle. Die Zitzenzahl schwankt von 2 beim Meerschweinchen bis 14 bei Dasyprocta, selbst 18 bei Nesokia, was teilweise der Zahl der Jungen entspricht, die bei Nagern eine sehr hohe werden kann.

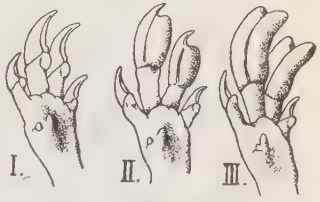


Fig. 154. Linke Hand von drei Individuen von Dicrostonyx. Nach Entfernung der Haare zur Demonstration der Zunahme der Krallen und Krallensohlen während des Winters. Nach G. S. Miller.

Die Nagelphalangen der meist pentadaktylen Extremitäten sind mit Nägeln bekleidet in Form gebogener Krallen, die bei grabenden Formen große Scharrkrallen werden können und bei den großen südamerikanischen Nagern zu den Familien der Dasyproctinae, Dinomyinae und Caviinae gehörig, einigermaßen Hufform annehmen, was früher Anlaß gab, sie als Subungulata zusammenzufassen. Erwähnung verdient, daß nach Coues und Miller bei Dicrostonyx die Krallen und ihre Krallensohle während des Winters, wenn die Grabfunktion und die damit verbundene Usur stille steht, im Ausmaß auffallend zunehmen (Fig. 154) und weiterer Formveränderung unterliegen, die Toldt (1912) beschrieb. Eine gewisse systematische Bedeutung haben die Sohlenballen, die gewöhnlich zu fünfen als nackte Erhabenheiten auf der Handfläche erscheinen, von denen die drei vorderen an der Basis der Finger liegen; auf der Fußsohle vier an der Basis der Zehen und zwei hintere unter dem Mittelfuß.

Am Schädel (wozu man in Bd. I, Fig. 40, 41, 51 und 64 vergleiche) mit niedrigem Gehirnteil, beteiligt sich das fast vertikale Supraoccipitale nur zum geringen Teil an der dorsalen Überdachung der kleinen Hirnhöhle. Bei zahlreichen Simplicidentata sendet es einen Processus lateralis seitwärts aus, der umfangreich werden kann und bald dem Vorderrande des Exoccipitale anliegt, bald, von diesem getrennt, mit dem Mastoid in Verbindung tritt. Entsprechend der Lage des großen Bulbus olfactorius, der nur unbedeutend ausgebildeten Großhirnhemisphären und des völlig unbedeckten Kleinhirns, die in einer Flucht hintereinander liegen, ist die Schädelhöhle deutlich in eine Fossa olfactoria, cerebralis und cerebellaris geschieden, letztere meist durch das fast vertikale Tentorium (I, Fig. 39). Wegen ihres meist

geringen Umfanges ist die Beteiligung der Parietalia am Schädeldach eine wenig umfangreiche. Häufig tritt ein deutliches Interparietale auf. Die Frontalia sind groß, haben aber nur bei Leporiden und Sciuriden einen großen Processus postorbitalis, sonst ist er höchstens angedeutet. Die großen Nasalia, die z. B. bei Microtus (Arvicola) und Mus minutus verwachsen, dehnen sich häufig weit nach hinten aus. Sie erstrecken sich stets sehr weit nach vorn, so daß die äußeren Nasenlöcher stets endständig sind, zuweilen schräg oder selbst nach unten sehen. An sie schließen sich die Intermaxillaria an, deren Ausdehnung den großen Nagezähnen entspricht; sie reichen stets bis an die Frontalia. Die Orbita ist in weiter Kommunikation mit der Temporalgrube. Es kommt nicht einmal zur Ausbildung eines äußeren knöchernen Orbitalringes, da auch dort, wo obere Proc. postorbitales vorkommen (s. oben), die unteren fehlen, oder nur angedeutet sind. Bei extrem lateralwärts gerichteten Augen, wofür in Bd. I, S. 183 Jaculus als Paradigma genannt wurde, erfährt, wie Fig. 156 zeigt, die vordere knöcherne Umwandung der Orbita, namentlich hinsichtlich des Maxillare und Lacrymale, auffallende Verlagerungen. Letzteres liegt allgemein in der oberen vorderen Ecke der Orbita, sein Tränenloch ist orbital. Ein Jochbogen und demnach auch ein Jugale fehlt nie. Beide, ebenso wie das Maxillare, verhalten sich aber äußerst verschieden. Wie im Gebiß so hat auch gerade in diesen Schädelteilen die Nagefunktion große Veränderungen hervorgerufen. Die Nagefunktion fordert starke Kaumuskeln, namentlich aber einen starken Masseter. Zur ausgiebigen Bewegung des Unterkiefers genügte diesem der Ursprung von der Schädelwand und von dem Jochbogen bei fortgesetzter Spezialisierung nicht mehr. Er erhielt eine dritte Portion vom Maxillare, die durch das Foramen infraorbitale hindurch zum Unterkiefer zieht. Das sonst nur als Gefäß- und Nervenloch dienende und dementsprechend kleine Foramen infraorbitale weitete sich hierdurch aus zu einem Canalis infraorbitalis und kann einen Umfang erlangen, der dem der Orbita gleichkommt. Auch der Ansatz des Masseter längs dem Unterkiefer erhält weitere Ausdehnung nach vorn und rief hier starke Muskelleisten hervor, ebenso wie auch der Masseterursprung deutliche Spuren an den Knochen zurückläßt. Hierdurch ist ein systematisch verwertbares Hilfsmittel gegeben, das auch phylogenetische Bedeutung hat, da es einigermaßen den Weg der Spezialisierung der Nagefunktion anzeigt, wie H. Winge zuerst deutlich ins Licht gestellt hat. Durch den verschiedenen Umfang des Foramen infraorbitale wird auch die vordere Umgrenzung der Orbita, wird ferner der Jochbogen ein sehr verschiedener, desgleichen das Jugale. Bald ist letzteres als kleiner Knochen eingeklemmt zwischen dem starken Processus zygomaticus des Maxillare und des Squamosum,

Fig. 155. Schädel von Bathyergus maritimus von der Seite. *f* Frontale; *fi* Foramen infraorbitale; *I* Intermaxillare; *i* Incisivus; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *ms* Mastoid; *n* Nasale; *oö* Öffnung des Meatus auditivus externus; *p* Parietale; *pl* Processus lateralis des Supraoccipitale; *pl* (neben *pt*) Palatinum; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum; *so* Supraoccipitale; *t* Tympanicum.

bald reicht es, an der Umgrenzung der Orbita sich beteiligend, bis an das Lacrymale, bald dehnt es sich nach hinten aus und beteiligt sich an der Bildung der Gelenkfläche für den Unterkiefer. Bei Coelogenys endlich dehnt es sich vertikal nach abwärts aus und bildet eine von außen durch eine rauhe, grubige Knochenlamelle geschlossene Blase, in der die Backentasche Platz findet (I, Fig. 51). Nicht geringere Verschiedenheit bietet das Squamosum dar. Die Form seiner Gelenkfläche für das Kiefergelenk gestattet stets ein Hin- und Hergleiten des Unterkiefers von vorn nach hinten, entsprechend der Nagefunktion. Die Ausgiebigkeit dieser Vorwärts- und Rückwärtsbewegung ist aber eine sehr verschiedene, ihr entspricht einigermaßen die Länge der Gelenkfläche und deren seitliche Einschränkung durch einen inneren und äußeren vorspringenden Kamm (Dasyprocta, Coelogenys usw., I, Fig. 69). Ist auch seitliche Exkursion gewünscht, so entspricht diesem Bedürfnis größere Breite der Gelenkfläche (Bathyergus, Biber z. B.). Einfach ohne besondere Begrenzung und klein ist sie bei Eichhörnchen, Mäusen usw. Bei den Hasen endlich ist sie oval und von vorn her begrenzt. Stets aber ist Gleitbewegung des Unterkiefers möglich, am geringsten aber bei den Duplicidentata, wo die seitliche Exkursion ausgiebiger ist.

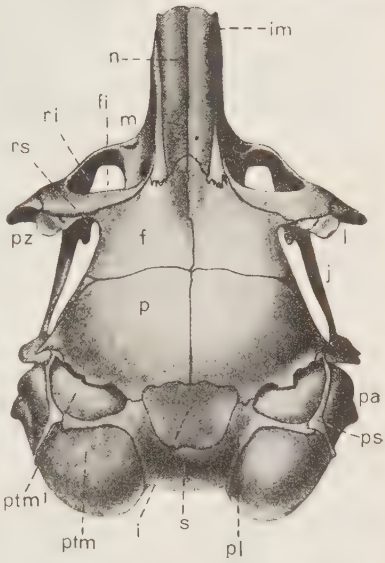


Fig. 156. Schädel von Jaculus (Dipus) jaculus. Nach Boas und Paulli. *f* Frontale; *fi* Foramen infraorbitale; *i* Interparietale; *im* Intermaxillare; *j* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *n* Nasale; *p* Parietale; *pa* Porus acusticus; *pl* Processus lateralis des Supraoccipitale; *ps* Proc. supramastoideus des Squamosum; *ptm* Petromastoid stark aufgebläht; *ptm*¹ dessen oberer Teil; *pz* Proc. zygomaticus des Jugale; *rı* unterer, *rs* oberer Ast des Proc. zygomaticus des Maxillare, zwischen denen das Foram. infraorbitale; *s* Supraoccipitale.

Das Auffälligste am Squamosum ist aber seine geringe Ausdehnung nach hinten, wodurch es außerhalb des Bereiches der Paukenhöhle gerät. Diese Reduktion erlaubte dagegen dem Mastoid nach vorn sich auszudehnen; es liegt ausgedehnt zutage, eingefaßt zwischen Ex- und Supraoccipitale und Squamosum. Es kann in verschiedenem Grade zurücktreten, aber auch blasig sich ausdehnen, so daß es bis auf die Dorsalfläche des Schädels tritt und an Interparietale und Parietale grenzt (Pedetes, Jaculus [Dipus], Chinchilla). Diese Blase oder mastoide Bulla (Fig. 156) erreicht ihr Maximum unter Geomyoidea bei Dipodomys und Verwandten, und zwar in dem Maße, daß das Supraoccipitale eingeengt ist. Merkwürdig genug tritt eine ähnliche adaptive Einrichtung auch bereits beim eocänen + Protoptychus Scott auf. Ausnahmsweise kann diese Bulla mit Knochenblättern sich füllen (Geomyinae nach Merriam). Sie steht in Verbindung mit der häufig zelligen Bulla auditiva, zu der das Tympanicum sich aufbläht. Letzteres bildet außerdem meist einen knöchernen äußeren Gehörgang, der dorsal-

wärts aufsteigen kann; er kann aber auch aus Verknöcherung des knorpeligen Gehörganges seine Entstehung nehmen. Das Tympanicum verschmilzt meist mit dem Petrosum, nicht mit dem Squamosum. Ein Processus post-

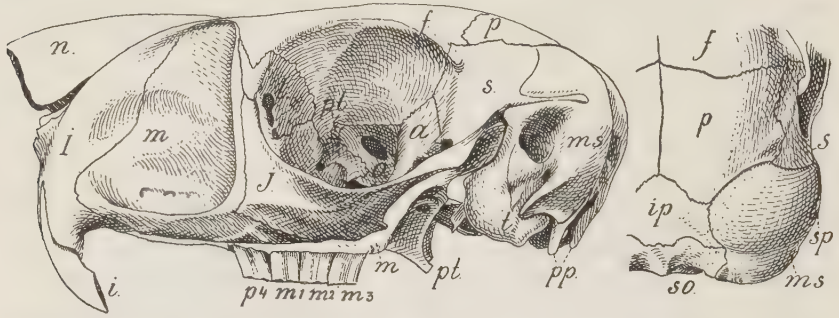


Fig. 157. Schädel von Pedetes caffer von der Seite und seine rechte Hinterhälfte von oben. *a* Alisphenoid; *f* Frontale; *I* Intermaxillare; *ip* Interparietale; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *ms* Mastoid; *n* Nasale; *o* Orbitosphenoid; *p* Parietale; *pp* Processus paroccipitalis; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum mit occipitalem Fortsatz; *so* Supraoccipitale; *t* Tympanicum.

glenoideus fehlt. Proc. posttympanicus und paroccipitalis sind in verschiedenem Grade ausgebildet. Hinter den Nagezähnen liegen die Foramina incisiva; zuweilen in Gestalt langer Spalten, die sich vereinigen können. Zwischen den Nage- und Backenzähnen findet sich ein ausgedehntes Diastem ohne Alveolarrand, vielmehr seitlich abgerundet. Der harte Gaumen ist auffallend eng; zuweilen, Bathyergus z. B. (Fig. 158), so sehr, daß die Backenzahnreihen kaum getrennt sind. Dort, wo er breiter ist, verkürzt ihn häufig ein tiefer Ausschnitt zu einer schmalen Brücke zwischen den Molaren (Hasen, Pedetes).

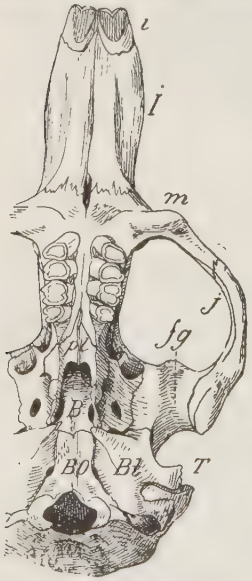


Fig. 158. Ventralansicht des Schädels von Bathyergus maritimus. *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *Bt* Bulla tympani; *fg* Fossa glenoidea; *i* Incisivus; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *m* Maxillare; *pl* Palatinum; *T* Tympanicum.

Abgesehen von seiner Beteiligung an der Bildung eines weiten Canalis infraorbitalis, fällt am Maxillare auf, daß es meist das Pulpaende des Nagezahnes aufnimmt (Fig. 166). Es reicht ausnahmsweise, z. B. Hydrochoerus, mit seinem Alveolarteil so weit nach hinten, daß es an das Squamosum grenzt, meist aber, durch Zwischenkunft des Palatinum, an das Pterygoid. Nur selten (Pedetes z. B.) ist eine eigentliche Fossa pterygoidea (ectopterygoidea) ausgebildet; meist muß der Musculus pterygoideus internus für seinen Ursprung Platz suchen an dem gestreckten Pterygoid, dessen Hamuli bis an die Bulla ossea sich ausdehnen können (Sciurus, Bathyergus z. B.). Ein Alisphenoidkanal, der teilweise unter dem Processus pterygoideus durchläuft, kommt vor; daneben bei zahlreichen Simplicidentata — alle Hystricidae aber ausgenommen — ein Canalis

transversus, der das Basisphenoid quer durchsetzt und ein Venenkanal zu sein scheint [Tullberg]. Das Orbitosphenoid ist nur bei Duplicidentata groß, so daß es sich zwischen Alisphenoid und Frontale begibt; bei den Simplicidentata ist es stets zu klein, um diese beiden Knochen zu trennen. Es umschließt das Foramen opticum, das bei Leporiden, Chinchilla und einigermaßen bei Pedetes mit seinem Gegenüber verschmilzt.

Das Foramen ovale verschmilzt bei Lagomorpha und Hystricomorpha mit dem Foramen lacerum anterius (medium). Das For. condyloideum anterius kann sich verdoppeln, selbst verdreifachen. Abweichend von den Insectivora verläuft die Carotis interna nicht mehr durch die Paukenhöhle; ausgenommen die Sciurinen, wo sie durch eine hinten gelegene Öffnung (For. caroticum post. v. Kampen) in dieselbe eintritt. Wohl aber verläuft sie auf ihrem Wege zum For. lacerum anterius (medium), also zum For. caroticum, bei zahlreichen Rodentia durch einen Kanal (Canalis caroticus), den die mediale Wand der Bulla liefert. Bei Lepus durchbohrt er die Bulla. Endlich kann der craniale Teil der Carotis interna obliterieren zugunsten der Arteria stapedia; über deren weiteren Verlauf in der Paukenhöhle vergleiche man die Zusammenfassung bei v. Kampen.

Nach Paulli schließt sich das Siebbein in seinem Bau sehr eng an das der Insectivora an: es finden sich vier Endoturbinalia mit fünf Riechwülsten; nur bei Hystrix — soweit bekannt — betragen diese Zahlen fünf resp. sechs. Auffallend groß ist das Nasoturbinale; das Maxilloturbinale häufig gefaltet. Mit subterraner Lebensweise dürfte Rückbildung des peripheren Geruchsorgans statthaben können, wie die enge äußere und innere Öffnung der verengerten Nasenkanäle bei Bathyergus z. B. erwarten lassen. Falls Pneumatizität des Schädels vorkommt, so beschränkt sie sich meist auf den Sinus maxillaris. Von hier aus hat Pneumatisierung des Nasoturbinale und vielfach des Frontale und Lacrymale statt, namentlich bei größeren Formen, wie Hydrochoerus, Coelogenys und Hystrix. Bei letzterer Form gibt sie Anlaß zur abgerundeten Auftreibung der Stirn.

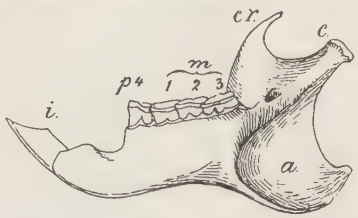


Fig. 159. Unterkiefer von Sciurus von innen. *a* Processus angularis; *c* Processus condyloideus; *cr* Proc. coronoideus; *i* Incisivus; p^4 einziger Prämolar; m_{1-3} 1.—3. Molaris.

Der Unterkiefer zeigt verschiedene Besonderheiten, die im Zusammenhang stehen mit der Ausbildung der unteren Incisivi und mit der Entfaltung der eigentümlichen Kaufunktion. Als auffälligste darf die Beweglichkeit der beiden Unterkieferhälften gegeneinander gelten, die außer bei simplicidentaten Nagernn ur noch bei Macropodidae unter den Beuteltieren und Soricidae unter den Insectivora vorkommt. Diese rotatorische Bewegung geschieht um die Längsachse des Kiefers und fordert in der Symphyse eine, wenn auch beschränkte Bewegungsfreiheit, wie sie einem Halbgelenk eigen ist. Die Incisivi können ihre Alveolen bis zum Condylus ausdehnen, der meist schmal und nach hinten verlängert ist, entsprechend der oben beschriebenen Gleitbewegung des Unterkiefers. Seine Höhe ebenso wie die des Processus coronoideus ist eine sehr verschiedene. Das gilt auch für die Form des Angulus mandibulae, der stets zu einem Processus angularis ausgebildet ist. Derselbe geht entweder von der Unterfläche der

Alveole des Incisivus oder, wenn man will, von der Unter- und Hinterfläche des Corpus mandibulae aus (Sciuromorpha, Myomorpha und Lagomorpha in alter Auffassung), oder aber von der Außenfläche der Alveole (Hystricomorpha) (Fig. 159, 160 und 161). Gewöhnlich ist seine Selbständigkeit und Ausdehnung eine derartige, daß er eine deutliche vordere und hintere Ecke und zwischen ihnen häufig eine Grube an der Innenseite zum Ansatz der Musculi pterygoidei hat, während der Masseter an der Außenseite eine Crista masseterica hervorrufen kann. Seit langem legt die Systematik Gewicht auf das Verhalten des Processus angularis. Tullberg verteilt denn auch neuerdings danach die Simplicidentata in Hystricognathi, die das letztgenannte Verhalten des Processus angularis aufweisen, und in Sciurognathi, bei denen der erstere Zustand sich findet, wo also der Processus angularis in der Flucht des Körpers des Unterkiefers liegt. Seine

Fig. 160.

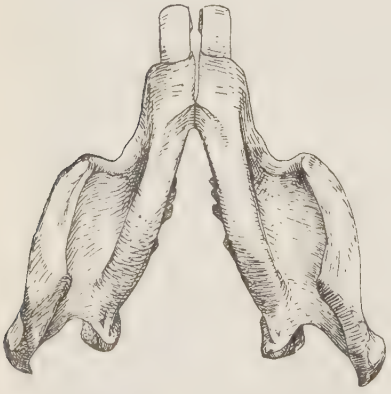


Fig. 161.

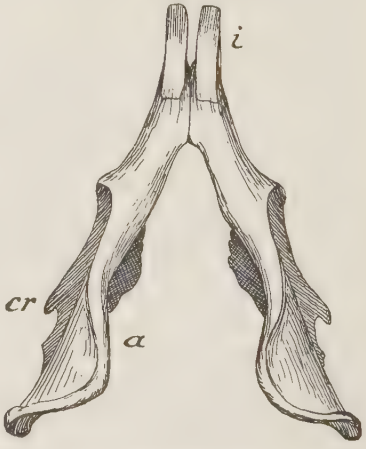


Fig. 160. Hystricognather Unterkiefer von Bathyergus maritimus.

Fig. 161. Sciurognather Unterkiefer von Marmota marmota. *a* Processus angularis; *cr* Proc. coronoideus; *i* Incisivus.

vordere Ecke ist aber einwärts gebogen, im Gegensatz zu den Duplicidentata (Lagomorpha), wo auch dies nicht der Fall ist und der Processus angularis durchaus vertikal den Unterkiefer fortsetzt.

Das Zungenbein hat an seinem Corpus zuweilen einen Processus lingualis. Das vordere Horn ist gewöhnlich mehr oder weniger rudimentär; seine Knochenkette stets unvollständig. Deren Verbindung mit dem Schädel ist entweder eine opisthotrematische wie bei Lepus, wo sie am Proc. paroccipitalis des Exoccipitale statthat; oder protrematisch wie bei Castor. Dies scheint aber eine Ausnahme zu sein, ebenso wie die gute Ausbildung des Tympanohyale bei ihm. Die hinteren Hörner sind oft so klein, daß sie die vorderen Hörner des Schildknorpels nicht erreichen.

Von den Halswirbeln ist hervorzuheben, daß sie bei Jaculus (Dipus), mit Ausnahme des Atlas, verschmelzen; bei Siphneus die 5 hintersten. Bei Leporiden ist der Proc. transversus des 7. Halswirbels durchbohrt für den Durchtritt der Art. vertebralis. Die gewöhnliche Zahl der Thoraco-Lumbalwirbel ist 19, wobei die rippentragenden Wirbel schwanken zwischen 12—13,

und demnach 7—6 auf die Lumbalwirbel kommen. Seltener werden diese Zahlen 14 + 6, 15 + 5. Ausnahmsweise steigen sie auf 16 + 7 (Capromys), 17 + 8 (Loncheres). Bekanntlich zeichnen die Leporiden sich aus durch lange Hypapophysen an den Lendenwirbeln. Von den drei, meist vier Sakralwirbeln ist häufig der vorderste auffallend breiter und trägt das langgestreckte, nach hinten gerichtete Becken. Zahl und Form der Kaudalwirbel ist so verschieden wie nur möglich, je nach dem Gebrauch des Schwanzes. Stark und breit sind sie im breiten Biberschwanz, zahlreich im langen Schwanz springender Formen, wie Jaculus und Pedetes, wo sie Hämapophysen tragen; ferner bei Arten mit Fallschirm. Rudimentär kann der Schwanz bei ausgesprochenen Gräbern werden, aber auch bei Hasen, Cavia usw. Es gibt verschiedene Mäuse, die ihren langen Schwanz um den zu erkletternden Gegenstand winden können, so der baumbewohnende Dendromys, und bekanntlich erfreut sich die Zwergmaus (Mus minutus) eines ausgesprochenen Wickelschwanzes. Ein eigentlicher Greifschwanz kommt aber nur bei dem Baumstachelschwein Coendu (Cercolabes) und bei Chiruromys vor. Bei ihnen liegt, ganz abweichend vom sonstigen Verhalten, die nackte Greiffläche an der Oberseite des Endes des Schwanzes, der also dorsalwärts sich krümmt, entsprechend der Gepflogenheit vieler Rodentia, ihren Schwanz rückwärts gebogen zu tragen.

Am Brustbein treten häufig „episternale" Bildungen, Praeclavium auf (I, Fig. 92, S. 120). Mit ihnen kann die Clavicula sich verbinden, die wohl meist vollständig vorhanden ist, häufig aber nur unvollständig als kleines, zuweilen erst spät verknöcherndes Gebilde in einem Ligament zwischen Brustbein und Schulterblatt (Lepus, Cavia, Hydrochoerus usw.) liegt. Die gewöhnliche Form der Scapula ist eine schmale mit langem Acromion und kurzem Coracoid.

Der Humerus hat, ohne jede Regel, bei verschiedenen Arten wie Sciurus, Cricetus, Hesperomys usw. ein Foramen entepicondyloideum. Radius und Ulna verschmelzen nie, können aber unbeweglich verbunden sein. Mit Ausnahme von Bathyergidae, Ctenodactylidae [Tullberg] und Lagomorpha sind Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Ein freies Centrale carpi fehlt nur den Hystricidae und Coelogenys.

Außer bei den auf S. 241 genannten „Subungulata" ist die Hand die eines Sohlengängers, in welcher der Daumen entweder fehlt oder aber, und zwar meist, zu einem funktionslosen Auswuchs mit Plattnagel reduziert ist. Daß er beim Biber und bei sämtlichen ausgesprochenen Gräbern häufig gut entwickelt ist (Bathyergus) und jedenfalls eine Kralle trägt, halte ich, mit Tullberg, für die sekundäre Spezialisierung eines Gräbers, die bei weniger ausgeprägten Gräbern, wie die Mehrzahl der Arvicolidae, noch nicht zur Ausbildung kam.

Außer bei Duplicidentata ist stets ein sogenanntes Sesambein vorhanden, auch wenn der Daumen zurückgeht auf ein kurzes Gebilde mit kleinem Nagel, was meist der Fall ist. Der radiale überzählige Strahl, der sogenannte Praepollex, erreicht zuweilen bedeutende Größe und trägt bei Pedetes ein nagelartiges Gebilde. Ähnliches beobachtet man bei Bathyergus am Pisiforme, das aus einem distalen und proximalen Stück besteht [v. Bardeleben], was Forsyth Major auch bei Ctenomys und einzelnen anderen Nagern beobachtet hat (I, S. 134).

Die hinteren Extremitäten zeigen, abgesehen von bedeutenden Unterschieden in der Länge, zahlreiche andere Spezialisierungen. Am Femur kann ein Trochanter tertius fehlen. Tibia und Fibula sind frei oder, wie bei Myomorpha, den Bathyergoidea, Castoroidea und Geomyoidea, also

bei der Mehrzahl der Rodentia, in verschiedenem Grade proximal, namentlich aber distal, verschmolzen. Nur bei Duplicidentata und auffallenderweise bei Trogontherium[1]) artikuliert die Fibula mit dem Calcaneus.

Auffallende Unterschiede zeigt das Becken in seinem symphysialen Teil. An dem einen äußersten stehen die Hystricoidea mit einer meistens ausgedehnten Symphyse der Schambeine. Wir begegnen ihr auch z. B. bei den hüpfenden Dipodinae. Meist aber hat es eine kurze, von den Schambeinen gebildete Symphyse, die nach Owen bei Cavia bei der Geburt sich bedeutend auflockert, da der Beckenausgang für den durchtretenden Kopf des Fötus sonst zu eng wäre. Dies führt zum anderen äußersten einer auf ein Minimum rückgebildeten Symphyse, z. B. bei den Spalacidae, den Hesperomyinae. Das Maximum erreicht aber der subterrane Geomys, bei dem beim Männchen eine schmale Brücke die beiden Schambeine verbindet, während beim Weibchen ein weiter Spalt die beiden Beckenhälften trennt. Dies ist aber nach F. L. Hisaw erst beim geschlechtsreifen Weibchen der Fall; die anfänglich bestehende Symphyse wird aber osteoklastisch aufgelöst unter dem Einfluß ovarialer Hormonen. Wird Ovarialextrakt dem Männchen eingespritzt, so geht auch bei ihm die Symphyse verloren.

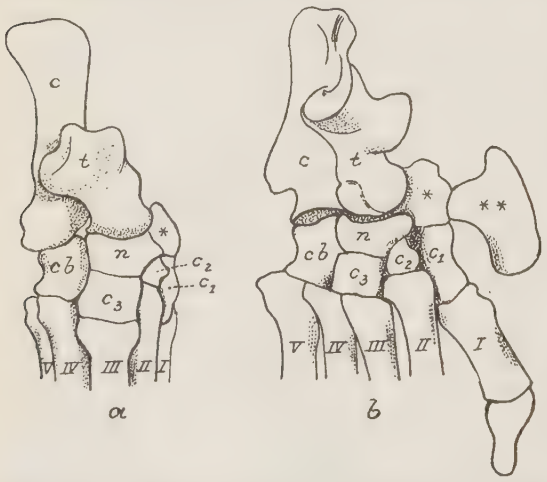


Fig. 162. Tarsus von a Myocastor (Myopotamus) coypus, b von Coendu (Cercolabes) prehensilis. *c* Calcaneus; c_1, c_2, c_3 Ento-, meso-, ectocuneiforme; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *t* Talus; *I*—*V* 1.—5. Zehe; *, ** überzählige Knochen. Nach Waterhouse.

Die in verschiedenen Familien auftretenden hüpfenden Arten erheben beim Sprung den hinteren Teil der Fußsohle über dem Boden und sind dann digitigrad. Ihr Fuß ist namentlich im metatarsalen Teil verlängert. In besonderem Maße bei den gewaltigsten Springern: den Dipodidae. Unter ihnen verschmelzen bei Alactaga, Scarturus und Jaculus, ähnlich wie im Laufknochen der Vögel, die 3 mittleren Metatarsalia zu einem einheitlichen Mittelfußknochen, mit 3 distalen Gelenkköpfen für die II. bis IV. Zehe. Nur bei Alactaga erhält sich das wenn auch stark verkürzte ulnare und radiale Metatarsale mit je einer vollständigen aber fast funktionslosen Zehe; bei Scarturus tetradactylus ist bereits die radiale Afterzehe geschwunden; bei Jaculus (Dipus) endlich beide mitsamt ihrem Metatarsale, von dem nur ein einziger Rest des V. sich erhält (Fig. 181).

---

1) Wie Fräulein A. Schreuder in einer Schrift über Trogontherium demnächst des Näheren darlegen wird und diesen Befund hier mitzuteilen gestattete.

Den Duplicidentata fehlt ein tibiales Sesambein (Tibiale tarsi), das sonst stets vorhanden ist, auch dort, wo der Hallux geschwunden ist. Dieser sogenannte Praehallux kann bedeutende Größe erreichen. Es verdient der Vergessenheit entrissen zu werden, daß bereits Waterhouse (1848) die nebenstehend wiedergegebenen Abbildungen (Fig. 162) desselben gab und den überzähligen Knochen von Myopotamus auffaßte als „vielleicht eine Abgliederung des Os naviculare", also als Tibiale tarsi. Bei Coendu entspricht dem großen „Praehallux" eine umfangreiche tibiale Erweiterung der Fußsohle, die derart bewegbar ist, daß sie Greiffunktion ausführt. Sie kann nach Howes ein nagelartiges Gebilde tragen. Es ist demnach zu beachten, daß hier zweierlei Gebilde auseinanderzuhalten sind: einmal ein Tibiale tarsi, das mit dem Talus oder Naviculare artikuliert und mit letzterem verschmelzen kann; zum zweiten ein mehr distal gelegenes Skeletstück, das die Fortsetzung des ersteren bildet oder, wenn dieses fehlt, mit dem Naviculare oder mit dem Metatarsale I artikuliert und in Beziehung treten kann zur Insertion des Musculus tibialis posticus. Seiner Lage wegen heißt es auch Praecuneiforme (I, S. 148). Nicht leicht ist die Entscheidung, womit man es jeweilig zu tun habe; daher soll späterhin häufig von „tibialem Sesambein" gesprochen werden. Im allgemeinen kommen aber fünf Zehen vor, sämtlich mit Krallen versehen. Bei Duplicidentata verschmilzt das Entocuneiforme embryonal mit Metatarsale I, so daß dieses mit dem Naviculare artikuliert.

Das Gehirn hat einen sehr einfachen Bau, indem fast stets die Oberfläche der Hemisphären glatt ist. Nur bei vereinzelten, z. B. Biber, Hase, Arctomys usw., somit lauter größeren Formen, treten deutliche Furchen auf: zunächst eine deutliche Fissura rhinalis, welche vom Pallium der Hemisphären ein umfangreiches Rhinencephalon abscheidet mit großem Bulbus und Tractus olfactorius. Ferner ist eine Fissura hippocampi vorhanden, allgemein eine Fissura limbica (splenialis), sowie eine der Mantelkante parallel verlaufende antero-posteriore Fissura longitudinalis. Übrigens sind die Hemisphären so klein, daß sie das Kleinhirn unbedeckt lassen.

Daß das Hirngewicht unter Säugern die niedrigsten Zahlen erreicht, z. B. bei der Maus mit nur 0,43 g, kann bei solch kleinem Tier mit nur 9,5 g Körpergewicht nicht verwundern. Die Ratio beider Gewichte bleibt mit 1 : 49, eben wegen des geringen Körpermaßes, immer noch günstig. Dasselbe Moment beeinflußt auch immer noch das Verhältnis von Hirn- zum Körpergewicht beim Biber, das ich wie 1 : 575 fand (Hirn 35,6, Körper 19500 g); um so mehr fällt auf, daß ein 28500 g schwerer Hydrochoerus ein Hirngewicht von 75 g hatte.

Dem Umfang des zentralen Geruchsorgans (Rhinencephalon) entspricht die Ausbildung des peripheren; dessen knöchernes Gerüst kam schon auf S. 245 zur Sprache. Das Jacobsonsche Organ erhält seine Knochenkapsel vom Intermaxillare.

Auch das Gehörorgan ist gut entwickelt. Die Cochlea hat 3½ (Cavia) bis 5 (Coelogenys) Windungen. Daß das Tympanicum stets eine Bulla bildet, wurde bereits erwähnt, auch daß an ihrer Vergrößerung das Mastoid sich beteiligen kann durch Aufblähung, die namentlich bei Wüstentieren, wie Pedetes, Jaculus (Dipus) einen außerordentlichen Grad erreicht (Fig. 156, 157). Das Tympanicum liefert auch einen verschieden langen, häufig dorsalwärts aufsteigenden knöchernen äußeren Gehörgang, der durch weitere ring- oder halbringförmige Knochenstückchen verlängert werden kann. An

ihn schließt sich ein verschieden großes und in verschiedenem Grade bewegbares Ohr an. Als Extreme mögen einerseits die langohrigen Hasen genannt werden; andererseits Wühler, wie Bathyergus und Spalax, bei denen die Ohrmuschel auf einen Hautring reduziert ist. Auffallend sind die langen Ohren von Pedetes durch ihre Fähigkeit, sich durch Einfaltung längs der Mittellinie vollständig zu schließen: vielleicht eine Anpassung an das Bewohnen sandiger Höhlen. Malleus und Incus verschmelzen bei Hystricidae, wenigstens im Alter, zuweilen ohne Erhaltung einer Grenze. Dort, wo dies nicht geschieht, ist der Processus anterior mallei meist spitz. Der Stapes ist steigbügelartig.

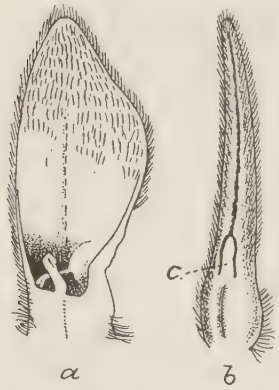


Fig. 163. Pedetes caffer. Ohr, in b geschlossen. Am Verschluß beteiligt sich der Fortsatz *c*, der im offenen Ohr an dessen Basis sichtbar ist und vielleicht dem Tragus entspricht. Nach Pocock.

Bei unterirdisch lebenden Nagern gehen häufig die Augen zurück und liegen bei Spalax als rudimentäre Gebilde unter der Haut, aber auch anderwärts kann dies geschehen; häufig scheinen die Kaumuskeln durch ihre Ausdehnung reduzierend auf den Umfang des Augapfels einzuwirken.

Das gemeinsame Merkmal der Nagetiere liegt in der als Nagen bekannten Kieferbewegung, die eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Kaumuskulatur hervorrief, die ihrerseits wieder den Schädel beeinflußte. Am geringsten hat dies bei Duplicidentata statt, wo die Incisivi einander genau gegenübergestellt sind und Nagen und Kauen durch einfache ginglymische Bewegung der Kiefer statthat; letztere vergesellschaftet mit seitlicher

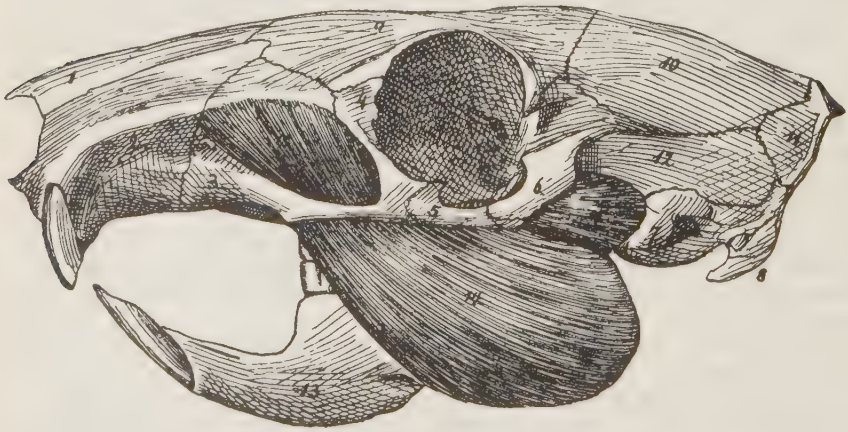


Fig. 164. Dasyprocta aguti, Schädel mit den Kaumuskeln. *1* Nasale; *2* Intermaxillare; *3* Maxillare; *4* Lacrymale; *5* Jugale; *6* Processus zygomaticus des Squamosum; *7* Tympanicum; *8* Processus paroccipitalis; *9* Frontale; *10* Parietale; *11* Supraoccipitale; *12* Squamosum; *13* Mandibula; *14* Die 2 Portionen des Musc. masseter; *15* Fasern dieses Muskels, die durch den Canalis infraorbitalis ziehen.

Verschiebung des Unterkiefers, etwa wie bei Ruminantia, mit nur sehr beschränkter Gleitbewegung nach vorn. Gerade letztere tritt nun in verschiedenem Maße bei den Simplicidentata auf. Dies zeigt zunächst die Fossa glenoidea und der Gelenkkopf des Unterkiefers; ferner der Masseter, der an Umfang den Musc. temporalis überragt (Fig. 164). Mit Winge nehmen wir an, daß dieser Muskel seinen Ursprung längs dem Jochbogen und Oberkiefer, seinen Ansatz am Unterkiefer ungehindert nach vorn verschieben konnte, da die Kaufunktion kein weites Öffnen der Kiefer fordert. Hierbei zerlegt er sich in zwei Hauptportionen: eine laterale, die vom unteren Rande des Jochbogens, zuweilen auch von dessen Außenseite, endlich auch von der Vorderseite hauptsächlich zum Processus angularis des Unterkiefers zieht. Die mediale Portion entspringt von der Innenseite des Jochbogens. Sie kann sich mit ihren vorderen Fasern durch den Canalis infraorbitalis oberhalb der Nerven und Gefäße auf den Oberkiefer und den hinteren Teil des Zwischenkiefers ausdehnen und bildet damit den Musculus mandibulomaxillaris älterer Autoren. Die mediale Portion kann auch noch aus der Orbita entspringen. Sie zieht hauptsächlich zum Körper des Unterkiefers.

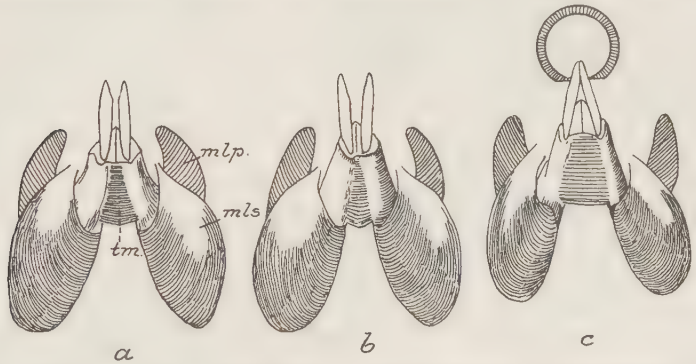


Fig. 165. Sciurus vulgaris. Unterkiefer a in Ruhestellung, b Fangstellung, c Nage- und Sprengstellung, z. B. beim sprengen einer Nuß; *mlp* M. masseter lateralis portio profunda; *mls* M. masseter lat. portio superficialis; *tm* M. transversus mandibulae. Nach Krumbach.

Der von Teutleben zuerst sogenannte Musc. transversus mandibulae, der sich hinter der Symphyse, im Winkel zwischen den beiden Unterkieferhälften von Unterrand zu Unterrand quer ausdehnt, kommt — soweit bekannt — allen Simplicidentata zu [Tullberg], insoweit an seiner Statt nicht ein mit ihm verwechselter, oberflächlicher gelegener, ebenfalls querer Muskel tritt. Wir begegneten ihm bereits bei Marsupialia und lernten ihn dort, auch nach den Darlegungen von E. Cords, als M. orbicularis oris kennen, der vom Nerv. facialis innerviert wird (Fig. 19). Diese Muskulatur ist nur da gut entwickelt, wo die auf S. 245 genannte gegenseitige Beweglichkeit der Unterkieferhälften besteht. Durch die Kontraktion dieser queren Muskeln werden die Spitzen der unteren Nagezähne voneinander entfernt. Der M. transversus mandibulae gehört als selbständige Portion dem Musc. mylo-hyoideus an und wird vom N. trigeminus innerviert. Als Antagonist wirkt der M. masseter lateralis, der die Schneidezähne einander wieder nähert. Diesen Hergang veranschaulicht Fig. 165 nach Krumbach, der ausführlich den Zusammenhang von Form und Funktion der Nagezähne

mit Berücksichtigung der Art der Nahrung dargelegt hat. Die Pterygoidei sind gut entwickelt.

Unten wird sich zeigen, daß die Stellung der Backenzähne in ganz besonderer Weise regelnd in die Kaufunktion eingreift. Hier sei nur hervorgehoben, daß neben der Gleitbewegung von vorn nach hinten bei den Simplicidentata seitliche Verschiebung des Unterkiefers in toto wohl meist ausgeschlossen ist wegen der gegenseitigen Lage der Backenzähne; nicht aber seitliche Verschiebung je einer Unterkieferhälfte, dank ihrer ebengenannten Bewegbarkeit. Es hat dabei gewissermaßen Rotation jeder Unterkieferhälfte in beschränkter Weise um ihre Längsachse statt, so daß der Processus angularis nach auswärts gebogen wird — „herausgebrochen" wird, nennt es Tullberg, der dies als eine Eigentümlichkeit seiner Sciurognathi betrachtet im Gegensatz zu allen übrigen Simplicidentata, die er als Hystricognathi zusammenfaßt (vgl. S. 245). Bei diesem Modus hat Gleiten der unteren Backenzahnreihe auf der entsprechenden oberen von außen nach innen statt.

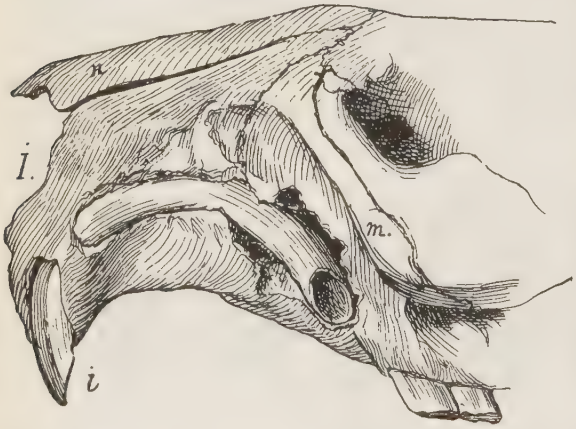


Fig. 166. Vorderteil des Schädels von Castor. Die Alveole des Schneidezahnes *i* ist geöffnet: hinter ihr liegen die Backenzähne. *I* Intermaxillare; *n* Nasale; *m* Maxillare. $^1/_1$.

Die Nagezähne, das wesentliche Merkmal des Nagetiergebisses, wurden bereits oben wiederholt genannt. Es sind die Incisivi, von denen unten nur ein Paar vorkommt; dies ist auch oben der Fall bei der Mehrzahl der Nager, die danach Simplicidentata genannt werden im Gegensatz zu den Duplicidentata. Bei letzteren tritt jederseits hinter dem großen Incisivus ein kleiner auf, der gleichfalls wurzellos ist und wie der vordere allseitig von Schmelz umgeben wird, das allerdings an der Hinterseite bedeutend dünner ist. Nur ganz ausnahmsweise fehlt dieser rudimentäre hintere Incisivus [Nathusius, Howes]. Bei den Simplicidentata haben sich die Incisivi nicht nur durch die geringere Zahl vom ursprünglichen Zustand entfernt, sondern auch dadurch, daß sie nur an der Vorderseite Schmelz haben. Dieser Überzug wird weniger abgenutzt, als die weichere Dentinmasse des übrigen Zahnes, wodurch derselbe eine scharfe Meißelform erhält. Seine Abnutzung wird gedeckt durch permanentes Wachstum; er ist daher wurzellos, halbkreisförmig gebogen, in schwacher Spirale. Seine lange Pulpa, namentlich wenn schneller Nachwuchs gefordert wird, lassen den Zahn weit in den Ober- und Unterkiefer hinein sich erstrecken. In welchem Maße, erhellt am besten aus Fig. 166 und 167.

Cope kam paläontologischer Gründe wegen zu dem Schluß, daß der untere Nagezahn $I_{\bar{2}}$ sei; dies hat embryologische Untersuchung bestätigt, auch für den oberen [Adloff]. $I_{\bar{1}}$ kommt nur noch ganz vorübergehend zur

Anlage als Milchzahn. $I^{\frac{2}{2}}$, der obere Nagezahn, hat aber keinen Milchvorgänger mehr; nur Woodward hat einen solchen einmal bei Mus beobachtet. Es sei denn, daß man der von Stach (1910) vertretenen Ansicht huldigt, daß das soeben genannte rudimentäre Zähnchen $I^{\frac{1}{1}}$ als Milchvorgänger des Nagezahnes zu deuten sei. Ähnlicher Zweifel besteht bezüglich eines Milchvorgängers des unteren Nagezahnes (s. unten).

Entsprechend der starken Abnutzung der Nagezähne, die Mc Gillavry für ein junges Kaninchen auf 3 mm für 7 Tage bestimmte, hat permanentes Längenwachstum statt. Dementsprechend ist die Zahnpapille groß und persistierend; desgleichen das Schmelzorgan, das den Nagezahn zwar vollkommen umhüllt, aber nur an der Vorderseite als solches funktioniert. Nur bei den Duplicidentata (Lagomorpha) hat auch an der Hinterseite der Nagezähne Ablagerung eines, wenn auch nur unbedeutenden, Schmelzüberzuges statt. Diese einseitige Schmelzablagerung, zusammen mit der Form der Alveolen und der Lage der Pulpa, ist Ursache der gekrümmten Form der Zähne. Ihre Meißelform ist Folge der gegenseitigen Abnutzung. Sistiert diese, so wächst der Nagezahn zu vollständiger spiraliger Kreisform aus, eventuell in den Schädel hinein.

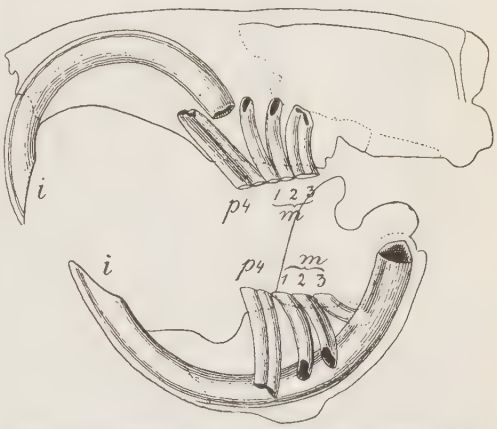


Fig. 167. Umriß des Schädels von Geomys, zur Andeutung der Lage der Zähne. Beachtung verdient die verschiedene Lage der unteren M gegenüber dem Schneidezahn. Nach V. Bailey.

Im weiten Zwischenraum zwischen Nagezahn und erstem Backenzahn fehlt, z. B. bei Muriden und Cavia, selbst die Zahnleiste, die bei Leporiden und Sciuriden noch auftritt [Freund, Sachse]. Bei letzteren kann daher noch ein Milchcaninus zur Anlage kommen; bleibende Canini fehlen aber durchaus.

Unterdrückung des Milchgebisses ist eine allgemeine Tendenz der Nagetiere, die in verschiedenem Grade sich äußert. Neben totalem Schwunde von Milchprämolaren treten Fälle auf, z. B. bei Cavia nach Tims' Untersuchung, die ich so deuten möchte, daß erst P_4 sich bildet, weiterhin ausfällt und durch P_3 vertreten wird. Hier wird der Eindruck eines Zahnwechsels hervorgerufen, obwohl nur zeitliche Verschiebung statthat; funktioneller Momente wegen, die ich bei den Marsupialia zur Sprache brachte. Ist diese Auffassung richtig, so können wir uns der Definition anschließen, die Adloff (1898) für die primitivste Form des Wechselgebisses, die wir von Simplicidentata (Sciurus) kennen, aufstellte. Wir bringen in dieser Formel aber zum Ausdruck, daß die ursprüngliche Definition des zweiten wahrgenommenen Milchincisivus, als ob er der Vorläufer des bleibenden oberen I, also $id^{\frac{2}{2}}$ sei, dahin zu ändern ist, daß er ein $id^{\frac{3}{3}}$ ist, also keinen Nachfolger hat. Unter dem Einfluß von Stachs Untersuchung hält auch Adloff (1910) diese Deutung für die wahrscheinlichere. Wir schreiben also:

$$\begin{matrix} - & I_2 & - & - & - & P_3 & P_4 \\ id_1 & - & id_3 & cd & pd_2 & pd_3 & pd_4 \end{matrix} \Big\} M_1\ M_2\ M_3$$

$$\begin{matrix} id_1 & - & id_3 & cd & - & pd_3 & pd_4 \\ - & I_2 & - & - & - & - & P_4 \end{matrix} \Big\} M_1\ M_2\ M_3$$

Dabei lassen wir es wieder unentschieden, ob die Molaren dem Milch- oder dem bleibenden Gebiß angehören: eine Frage, die in Bd. I, S. 258 berührt wurde.

Für Duplicidentata, wenigstens für das Kaninchen, würde die Formel des Milchgebisses lauten $\frac{id_1 - id_3 - pd_2\ pd_3\ pd_4}{id_1 - - - - pd_3\ pd_4}$, die des bleibenden Gebisses $\frac{P_2\ P_3\ P_4\ M_1\ M_2\ M_3}{P_3\ P_4\ M_1\ M_2\ M_3}$. Ungefähr am 18. Tage wechselt es den id_3 und tritt der bleibende Stiftzahn $I^{\frac{2}{2}}$ auf, der zuweilen bereits vor dem Ausfall seines Vorgängers durchbricht, so daß dann jederseits 3 obere I sichtbar sind. Abnahme der Zahl der Backenzähne kann nach Winge und F. Major bei Lagomys und Verwandten dadurch eintreten, daß allein oben oder auch unten der letzte M ausfällt und damit die Formel lautet $\frac{P_2\ P_3\ P_4\ M_1\ M_2}{P_3\ P_4\ M_1\ M_2}$. Im funktionierenden Gebiß der Simplicidentata treffen wir oben höchstens 2, unten 1 Prämolaren an, die wir oben den 3. und 4., unten den 4. nennen wollen. In der Mehrzahl der Fälle findet sich aber nur ein Prämolar oben und unten; bei den Muriden endlich sind auch diese weggefallen, so daß in dem alsdann fast monophyodonten Gebiß nur noch $\frac{3}{3}$ Molaren übrig bleiben. Diese als Regel vorkommende Zahl der Molaren kann endlich bei Heterocephalus philippsi und bei Hydromys und Xeromys auf $\frac{2}{2}$ reduziert werden, so daß das ganze Gebiß nur aus 12 Zähnen sich zusammensetzt.

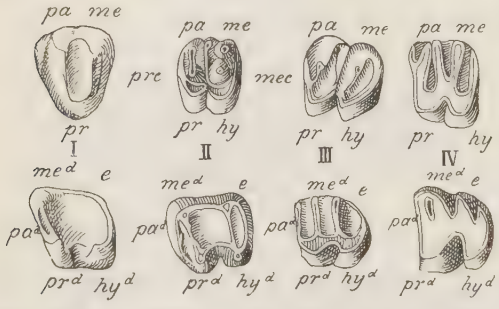


Fig. 168. Kaufläche von Oberkieferzähnen in der oberen und von Unterkieferzähnen in der unteren Reihe von: I Arctomys. II +Sciuroides. III oben +Theridomys, unten +Trechomys. IV+Theridomys (alt). Nach Schlosser. Zur Erklärung der Triconodontie bei Nagern. *pa* Paraconus; *me* Metaconus; *pr* Protoconus; *prc* Protoconulus; *mec* Metaconulus; *hy* Hypoconus; Unterkieferzähne: *pad* Paraconid; *med* Metaconid; *prd* Protoconid; *hyd* Hypoconid; *e* Entoconid.

Die Zahnformel der Simplicidentata bewegt sich also zwischen den Äußersten $\frac{1.\ 0.\ 2.\ 3}{1.\ 0.\ 1.\ 3}$ und $\frac{1.\ 0.\ 0.\ 2}{1.\ 0.\ 0.\ 2}$.

Die eintretende Reduktion hebt im allgemeinen im Unterkiefer an, so daß Formeln für die Backenzähne wie: $\frac{6}{5}$, $\frac{5}{4}$, $\frac{4}{3}$, $\frac{3}{3}$, $\frac{2}{2}$ auftreten, aber niemals mit der höheren Zahl im Unterkiefer [F. Major].

In verschiedenen, bisher besprochenen Punkten verhielt das duplicidentate Gebiß sich ursprünglicher. Das gilt auch für die Backenzahnreihen in toto. Deren transversaler Abstand ist oben größer als unten, auch steigt oben die Kaufläche von außen nach innen schräg empor. Unten verhält es sich umgekehrt. Anders bei Simplicidentata. Diese weichen von allen übrigen Säugern — mit Ausnahme von Phascolomys

— dadurch ab, daß die oberen Reihen der Backenzähne einen geringeren Zwischenraum haben als die unteren. Dies kann so weit gehen, z. B. bei Bathyergus, daß die oberen einander fast berühren (s. oben Fig. 158). Dazu kommt zweitens, daß die Kauflächen oben von innen nach außen aufsteigen, d. h. daß sie oben mit der Horizontalen einen nach außen offenen Winkel bilden; unten also umgekehrt. Beides behindert die oben besprochene Gleitbewegung von vorn nach hinten nicht, wohl aber seitliche Verschiebung, es sei denn, daß diese nur einseitig geschehe unter der auf S. 251 genannten Rotation (Herausbrechen [Tullberg]) des Unterkiefers.

Der Gleitbewegung entspricht auch die Struktur der Backenzähne. Zermahlen von Pflanzenteilen ist ihre Aufgabe, Schmelzfaltung wird hierbei eine zweckmäßige Einrichtung sein. Sie findet sich denn auch sehr allgemein, und zwar in Hauptsache so, daß die Faltung eine transversale ist. Bei dem Vor- und Rückwärtsgleiten reiben also die quergestellten Schmelzleisten in voller Breite übereinander.

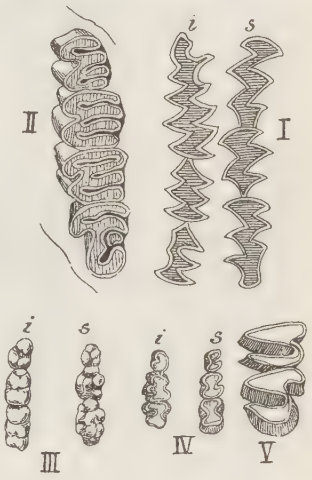


Fig. 169 I, *s* obere, *i* untere Backenzahnreihe von Microtus (Arvicola) arvalis; II untere Backenzahnreihe von Castor; III von Mus decumanus; IV von Dipus; V von Cavia. Alle von der Kaufläche gesehen.

Bezüglich der Zahnform und ihrer Genese stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die meisten Anhänger [Schlosser, Scott u. a.] zählt diejenige, die vom tuberkularen oder besser trigonodonten Zahn ausgeht mit verschiedener Ausbildung des Talon. Fig. 168 erläutert diese Vorstellung an der Hand der Nomenklatur der Trituberkulartheorie. Von solchen Tuberkelzähnen ausgehend sieht man die Backenzähne verschiedene Stufen erreichen, die teils ein modifiziertes Festhalten sind an der ererbten Form, teils Umbildung in Harmonie mit der Bewegungsart der Kiefer und mit der Natur der Nahrung. Bei den Sciuridae, wo die Kiefer in Hauptsache noch einfach vertikal bewegt werden, haben die Backenzähne noch lange Wurzeln und niedrige Kronen bewahrt mit 6 bis 4 Höckern in Reihen, die zu Querleisten verschmelzen können und somit einen bunodonten oder lophodonten Charakter annehmen. Meist ging dieser ursprüngliche Zustand verloren. Die Kaubewegung wurde eine von vorn nach hinten gerichtete mit dementsprechender Verlängerung des Unterkiefergelenkes. Die Zähne erlangen damit kurze oder nur unvollständige Wurzeln, deren Bildung schließlich ganz ausbleibt, während die Krone höher wird, lange, endlich permanent wächst. Sie erhält vertikale Schmelzlamellen, die entweder nur an der Seite der Krone erscheinen und sich hier einfalten (Arvicola) oder teilweise von der Wand sich abschnüren (Castor). Solche prismatische Zähne können endlich durch Schmelzfalten die Krone querteilen, so daß jeder Zahn aus queren Schmelzlamellen besteht, die durch Zement verbunden werden (Chinchillidae, Caviidae). Die extremste Komplikation in dieser Richtung erfährt Hydrochoerus (I, Fig. 193).

Den Hergang der Umbildung des ursprünglich trigonodonten, brachydonten Zahnes in einen schmelzfaltigen hypselodonten können wir uns mit

Hagmann vorstellen, wie Fig. 170 andeutet. Unsere Fig. 171 zeigt dann die numerische Folge der Backenzähne im wachsenden Schädel und deren Umbildung aus Höckerzähnen in schmelzfaltige durch Abschleifen der Kaufläche.

Eine andere Auffassung vertritt Forsyth Major. Auch er erblickt im hypselodonten Zahn eine bei verschiedenen Gruppen wiederholt eingetretene Transformierung des brachydonten Zahnes. Letzteren leitet er aber von

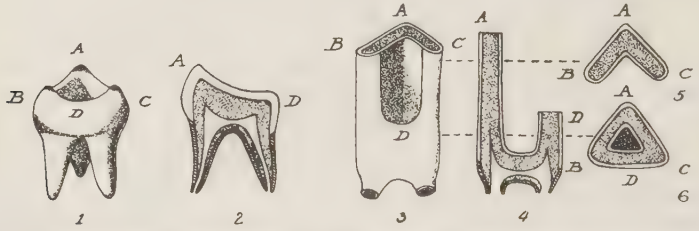


Fig. 170. Schematische Darstellung der Entstehung eines hypselodonten Zahnes aus einem dreihöckerigen brachydonten. Nach Hagmann. 1 brachydonter Zahn; *A* labialer Höcker durch starke Leisten mit Höcker *B* und *C* verbunden. Zwischen *B* und *C* ein Tal durch Leiste *D* abgeschlossen; 2 Querschnitt durch diesen Zahn; 3 hypselodontes Auswachsen der 3 Höcker, während *D* zurückbleibt; 4, 5 und 6 Vertikal- und Horizontalschnitte durch diesen Zahn. Dentin punktiert. Zement gestrichelt. Schmelz weiß.

einem polybunodonten ab, somit von einer Zahnform, wie sie uns von fossilen Multituberculata bekannt ist. Weitere Spezialisierung solcher polybuner Zähne hatte statt durch überwiegende Entwicklung von 2 oder 3 Tuberkeln im Oberkiefer an der Außenseite, im Unterkiefer an der Innenseite des Zahnes, während an der entgegengesetzten Seite nur ein Höcker zu überwiegen anfing. Damit wurde sekundär ein trigonodonter Charakter erzielt.

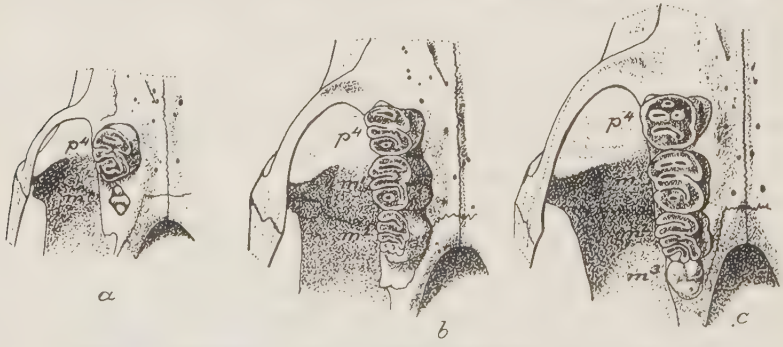


Fig. 171. Hystrix longicaudata. Drei Entwicklungsstadien des Durchbrechens der Oberkieferzähne; von der Gaumenfläche gesehen.

Durch transversale Vereinigung ging daraus ein lophodonter Zustand hervor, der schließlich weitere Komplikation erfuhr (Fig. 172). Der, auch phylogenetisch wichtige Entscheid über diese Auffassungen soll unten noch zur Sprache kommen.

Die Mundhöhle wird durch eine Oberlippe geschlossen, die häufig gespalten ist (Hasenscharte), so daß die Nagezähne sichtbar sind, was auch geschehen kann durch Kürze der Lippen (vgl. I, Fig. 200). Sie wird nach früherer Ansicht

durch den Masseter in eine vordere und hintere Partie geteilt, die nur durch enge Öffnung kommunizieren. Nach Broman (1919) kommt aber diese Mundhöhlenenge zustande durch den von ihm entdeckten quergestreiften vorderen oberflächlichen und hinteren tiefen Quermuskel des Gaumens, die beide vom Intermaxillare, hinter den I entspringend im Oberkiefer-Diastem quer zur Schnauzenhaut ziehen. Sie bewegen hier die Tasthaare und schließen die Schnauzenenge. Nur fein zermahlenes Futter kann diese passieren. Es wird denn auch durch den Kauakt in diesen Zustand gebracht und erfährt demnach auch kein Hindernis bei seiner Weiterbeförderung durch die Fauces, die gleichfalls, z. B. bei Hydrochoerus, äußerst eng sein können. Bei zahlreichen Nagern setzt sich von der Basis der Nagezähne aus die behaarte Haut mehr oder weniger zungenförmig nach innen fort, so daß die Wangenhaut von innen behaart ist. Ausführlich wurde hierüber bei der Besprechung der Mundhöhle (I, S. 271) gehandelt, ebenso wie über die Backentaschen. Diesbezüglich kann der Mundwinkel eingestülpt sein zur Bildung wahrer oder innerer Backentaschen, z. B. bei Cricetus, Citellus, Tamias, die bei Coelogenys in einer Ausweitung des Jochbogens liegen. Von diesen inneren, durch Mundschleimhaut bekleideten Backentaschen sind die sogenannten falschen oder äußeren zu unterscheiden, die bei Geomyidae auswärts von der Mundspalte sich öffnen und eine Einstülpung der Wangenhaut sind. Sie reichen bis zur Schulter, werden in ihrer Lage erhalten durch einen Muskel, der zu den Lendenwirbeln zieht und werden durch den Druck der Vorderpfoten entleert (I, Fig. 201).

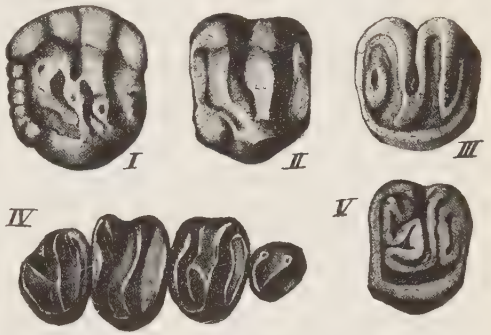


Fig. 172. I $M\frac{1}{1}$ von Sciurus indicus Erxl.; II dgl. von Sciurus Prevosti Desm.; III dgl. von Xerus laticaudatus Gr.; IV obere rechte Backenzahnreihe von Nannosciurus concinnus Thos., rechts P_4; V $M\frac{2}{2}$ von Xerus isabella Gr. Nach Forsyth Major zusammengestellt, zur Demonstration des multituberkulaten (polybunen) Zustandes in I. In II beginnt transversale Vereinigung der Höcker, gewissermaßen Übergang der Bunodontie in Lophodontie. Letztere kommt zum vollen Austrag in III und IV und erfuhr in V Komplikation. — In allen Figuren liegt die Vorderseite der Zähne rechts.

Bei Duplicidentata sind die Gaumenleisten zahlreich (I, Fig. 203), weit weniger bei den Simplicidentata. Von der Zunge ist hervorzuheben, daß mechanische Papillen bald ganz zurücktreten, bald in gewohnter Weise entwickelt sind, wobei aber die Papillae fungiformes nur geringer Ausbildung sich erfreuen, die filiformes aber, z. B. bei Cavia, stark entwickelt sind, bei Synetheres verhornen können und wohl die Grundlage sind der Hornschuppen auf dem vorderen Zungenrücken von Hystrix. Die Zahl der umwallten Papillen ist höchstens drei bei Duplicidentata, Myoxidae, Dipodidae, Sciuridae usw.; zwei bei Hystricidae, Spalacidae; nur eine bei Cricetidae, während sie z. B. bei Pedetes ganz fehlen. Papillae foliatae kommen wohl allgemein vor. Eine Unterzunge fehlt.

Von den Speicheldrüsen überwiegt meist die Parotis, die sehr umfangreich werden und in mehrere Drüsen zerfallen kann. Außer ihr findet

sich eine Glandula submaxillaris, sublingualis, retrolingualis und, wenigstens bei Leporiden, eine Gl. infraorbitalis. Sie liegt an der medialen Seite der Augenhöhle, aber außerhalb der Membrana orbitalis und mündet über den Backenzähnen in die Backenschleimhaut. Die in der Schleimhaut gelagerten Schleimdrüsen: Glandulae labiales, buccales, palatinae wurden Bd. I, S. 274 besprochen.

Sehen wir ab von den Muridae, so ist der Magen im allgemeinen einfach, mehr oder weniger retortenförmig und hat nach Töpfer eine Region mit

Fig. 173.

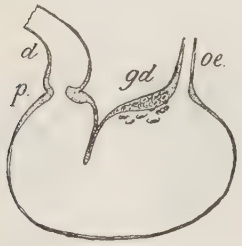


Fig. 174.

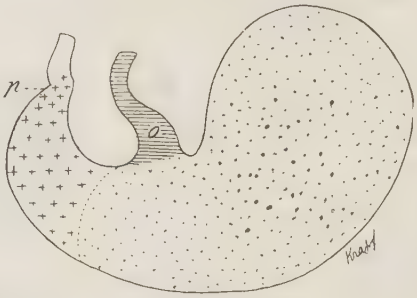


Fig. 175.

Fig. 176.

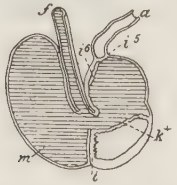


Fig.

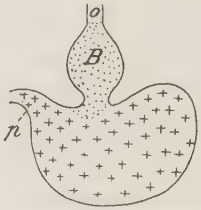


Fig. 173. Magen von Castor. Nach Tullberg. *oe* Ösophagus; *p* Pylorus; *d* Duodenum; *gd* sogenannte große Magendrüse an der kleinen Kurvatur.

Fig. 174. Magen von Lepus europaeus.

Fig. 175. Magen von Mus musculus. *f* Grenzspalte zwischen Schlundteil und übrigem Magen. Nach Töpfer.

Fig. 176. Magen von Microtus (Arvicola) arvalis. *a* Duodenum; *f* Ösophagus; *i* gezahnte Kante des geschichteten Epithels (schraffiert) gegenüber dem Drüsensack (hell); *k*, i^5 und i^6 Ränder des geschichteten Epithels gegenüber Drüsenmagen und Pylorus. Nach Retzius.

Fig. 177. Magen von Muscardinus avellanarius. Nach Töpfer. *o* Ösophagus; *B* Bulbus ventriculi; *p* Pylorus.
Quer schraffiert: Schlundteil des Magens mit geschichtetem Epithel; schräg schraffiert: Cardiadrüsenregion; punktiert: Fundusdrüsenregion; mit Kreuzchen: Pylorusdrüsenregion (aus Oppel).

Belegzellendrüsen (Fundusdrüsen), welche die linke Hälfte des Magens (Fundus) einnimmt, während die Pylorusdrüsen auf die kleinere Pylorusgegend beschränkt sind. Letztere gewinnt mehr und mehr Raum bei Sciuridae, und bei Spermophilus drängt sie die Labdrüsen auf einen kleinen Bezirk zurück; bei Myoxus auf einen als Bulbus ventriculi bezeichneten abgeschnürten Teil, der wie ein „Vormagen" erscheint. Beim Biber endlich liegen die Labdrüsen, ähnlich wie beim Beuteltier Phascolarctus, in einem

als „große Magendrüse“ beschriebenen System von Hohlräumen an der kleinen Kurvatur.

Einzig unter Nagern haben die Muridae ihren Magen äußerlich abgeschnürt in einen kardialen Teil, der eine Hornschicht trägt, und in einen pylorialen, der allein Drüsen besitzt, und zwar am Pylorus, Pylorusdrüsen, darauf Fundus(Lab-)drüsen, die also ganz aus der Fundusregion nach rechts verdrängt sind infolge der Verhornung letzterer. Endlich liegen an der kleinen Kurvatur Cardiadrüsen. Sie grenzen an die kardiale Hornschicht. Letztere bekleidet auch eine aus Mucosa und Muscularis mucosae gebildete Grenzfalte zwischen den beiden Magenabteilungen. Bei Arvicolini gewinnt der kardiale, verhornte Magen solche Ausdehnung, daß die Drüsen auf einen Streifen an der kleinen Kurvatur und auf einen Beutel in der Nähe des Pylorus beschränkt sein können.

Auf den langen Dünndarm folgt ein gleichfalls langer Dickdarm, häufig von sehr kompliziertem Verlauf. Die auffälligsten Veränderungen infolge von lokalisiertem Längenwachstum, erfährt das Colon ascendens. Sein Anfangsteil kann dadurch eine einfache Parallelschlinge bilden oder, wie bei Lemmus und Dipodinae, uhrfederartig sich aufrollen zu der Ansa paracoecalis von Tullberg. Auch das Colon transversum und descendens kann eine oder mehrere Schlingen bilden (I, Fig. 223).

Ein Coecum fehlt nur den Myoxidae, sonst ist es stets sehr lang, bei Leporiden z. B. länger als der Körper, auch bildet es bei diesen eine flache Spirale, die bei anderen fehlt oder nur angedeutet ist wie bei Muridae, Dipodidae.

Die Leber ist häufig fünflappig mit großem Lobus caudatus und geteiltem Lobus Spigelii; eine Gallenblase kann fehlen (Muridae).

Dem Kehlkopf, dem Schallblasen fehlen, kommen wohl allgemein Stimmbänder zu. Die Lautgebung beschränkt sich aber meist auf einfache Laute: pfeifende wie bei Pfeifhasen und Murmeltier, grunzende und die quiekenden Paarungs- und Schreckenslaute von Ratte und Maus u. d. m. Die bellenden Laute vom Präriehund (Cynomys) und mehr noch die ausgedehnte und verschiedenartige Lautgebung vom Eichhörnchen sind Ausnahmen. Die Epiglottis liegt intranarial.

Die Lunge hat rechts gewöhnlich vier Lappen, deren Zahl bei Haplodontidae auf zwei sinken kann, und einen Lobus impar. Links ist die häufigste Zahl drei. Auf S. 314, Bd. I erfuhren wir, daß die Lunge ungelappt ist bei den Muriformes, Sciurus und Castor. Dort wurde auch Hystrix genannt als Beispiel eines fehlenden eparteriellen Bronchus; die Hystriciden sind ferner charakterisiert durch den Zerfall der Lungen in zahlreiche kleinere Lappen. Pedetes ist ausgezeichnet durch die Bildung einer Scheidewand in der Trachea, so daß diese kurz unter dem Ringknorpel wie in 2 Bronchien geteilt erscheint (I, Fig. 242).

Hinsichtlich der Niere ist der einwarzige Typus der verbreitetste. Ihm schließt sich die sogenannte Leistenniere an, bei der die Nierenpapille vertreten ist durch einen cranio-caudal verlaufenden leistenförmigen Längswulst und das Nierenbecken seitliche Ausstülpungen hat. Endlich fand Gerhardt auch die Recessus-Niere, und zwar bei Hydrochoerus, Coelogenys und Castor vertreten.

Die Nager gehören zu den Säugern, bei denen die Testikel jeweilig, speziell zur Zeit der Brunst, nach außen treten, jedoch auch wieder in

die Bauchhöhle zurückverlagert werden können. Dies wird dadurch ermöglicht, daß der Cremastersack sich in sehr ausgebildeter, ursprünglicher Form als Verlängerung der Bauchhöhle und eines Teils der Bauchwand erhält und einstülpbar bleibt. Stets beteiligt sich an seiner Bildung der Musculus transversus abdominis, meist auch der M. obliquus internus. Als direkte Folge der Hodenverlagerung kann ein Scrotum mit allen Attributen eines solchen auftreten, bei anderen liegen die Hoden nur subintegumental und inguinal oder perineal.

Ausnahmsweise tritt der Penis so dicht vor dem Anus zutage, daß, wie beim Biber (Fig. 178), eine äußere Kloake vorliegt, gewöhnlich aber ist die Präputialöffnung von der Analöffnung getrennt, zuweilen erheblich, z. B. bei Hystrix (Fig. 178, II), bei denen dies erreicht wird durch knieförmige Biegung des Penis. Häufig hat er einen Penisknochen (Baculum). Seine Glans ist zuweilen mit Dornen, selbst langen Stacheln ausgestattet (Cavia, Jaculus, Coelogenys), sie kann auch fadig ausgezogen oder selbst gespalten sein. Bei Hystricidae findet Tullberg hinter der Öffnung der Urethra einen Blindsack (Sacculus urethralis). Der Uterus resp. die Vagina masculina kam bereits in Bd. I auf S. 356 zur Sprache.

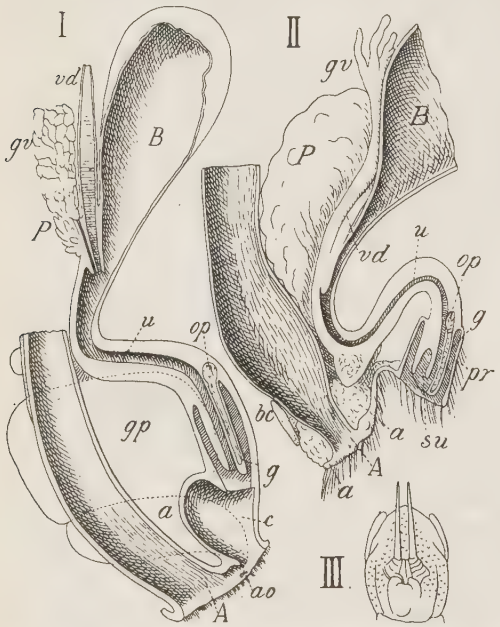


Fig. 178. Medianschnitt durch den männlichen Urogenitalapparat von I Castor canadensis, II Hystrix cristata. *A* Anus; *a* Analdrüse; *ao* Ausmündung derselben; *B* Blase; *bc* Musc. bulbo-cavernosus; *c* Kloake; *g* Glans penis; *gp* Präputialdrüse; *gv* Glandula vasis deferentis; *op* Os penis; *P* Prostata; *pr* Praeputium; *su* Sacculus urethralis; *U* Urethra (Canalis urogenitalis); *vd* Vas deferens. Nach T. Tullberg. III Glans penis von Jaculus jaculus.

Der Musculus bulbo-cavernosus, der bei Leporiden das Corpus cavernosum nicht umfaßt, umgreift den Mastdarm, zum Teil auch die Analdrüsen. Von accessorischen Drüsen der männlichen Geschlechtsorgane kommen Glandulae vesiculares allgemein vor, desgleichen eine Prostatadrüse; daneben sind Urethraldrüsen gefunden worden, aber bisher nur vereinzelt bei Mus musculus [Oudemans]. Glandulae Cowperi sind stets vorhanden; sie liegen nur bei Leporiden innerhalb des Beckens, sonst am Beckenausgang [Tullberg]. Ihr Ausführungsgang kann zu einem Reservoir ausgeweitet sein. Glandulae vesiculares können auftreten. Desgleichen, z. B. bei Leporiden, bei Fiber (I, Fig. 277) und dem Biber, konglobierte Präputialdrüsen, die bei letzterem sehr umfangreich werden und als Bibergeilsäcke bekannt sind.

Auf S. 367, Bd. I wurde bereits die Bedeutung des Sekretes der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen für den Zeugungsakt hervorgehoben,

insofern als es nach der Ejakulation des Sperma in die Vagina sich ergießt und hier zu einem Pfropf (bouchon vaginal, Lataste) erstarrt.

Der Uterus ist ein Uterus duplex, insofern die beiden Uterushörner mit getrennter Öffnung in die Vagina ausmünden, obwohl ihr distales Ende verwachsen kann. Das Verhältnis der Vagina und Urethra zueinander ist ein verschiedenes. Letztere mündet bald hoch in die Vagina, so daß diese eigentlich als langer Canalis urogenitalis in die Vulva ausmündet, die dann die Clitoris einschließen kann. Bald sind beide nur kurz vereinigt, woraus ein kurzer Canalis urogenitalis folgt; oder endlich münden Urethra und Vagina getrennt hintereinander aus. Schließlich kann erstere eine Furche bilden auf der Hinterseite der Clitoris oder diese gar als Kanal durchziehen. Damit erlangt die Clitoris größere Selbständigkeit, wird umgeben durch ein Praeputium mit Clitorisdrüsen, kann ein Os clitoridis in ihrer Glans erhalten, auch kann ein Musculus bulbo-cavernosus, von der Basis der Clitoris entspringend, wie beim Männchen den Mastdarm umfassen.

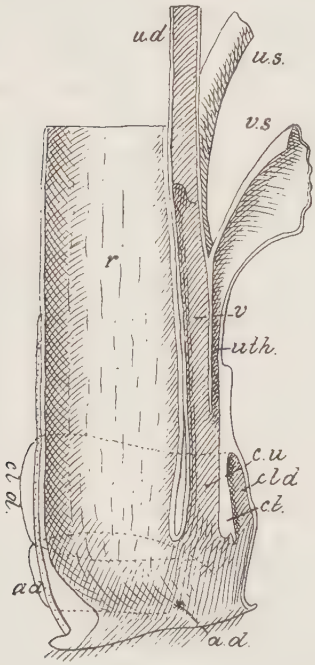


Fig. 179. Castor canadensis. Ausmündung der weiblichen Geschlechtsorgane. Nach Tullberg. *r* Rectum; *ud*, *us* Uterus dexter und sinister; *v* Vagina; *vs* Blase; *uth* Urethra; *cu* Urogenitalkanal; *cl* Clitoris; *cld* Clitorisdrüsen; *ad* Analdrüsen und Ausmündung.

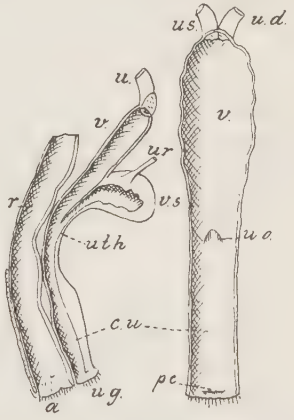


Fig. 180. Frontaler und medialer Längsschnitt durch die weiblichen Geschlechtswege von Oryctolagus cuniculus. Nach Tullberg. *a* Anus; *r* Rectum; *us*, *ud* die beiden Uteri; *v* Vagina; *vs* Blase; *ur* Ureter; *uth* Urethra; *uo* deren Ausmündung in den *cu* Urogenitalkanal; *ug* Urogenitalöffnung; *pc* Praeputium clitoridis.

In der Placentation bildet das kleine, dorsal zum Fötus gelagerte Allantochorion eine scheibenförmige Placenta; das Omphalochorion wächst stark und der Embryo liegt in dem napfförmig eingesenkten Dottersack, der sich während der Dauer der Entwicklung erhält.

Diagnose. Die Rodentia sind kleine, unguikulate, meist pentadaktyle, plantigrade oder semiplantigrade, herbivore Tiere, ursprünglich mit diphyo-

dontem Gebiß, in welchem nur ein Paar Incisivi oben und unten zu halbkreisförmigen, von persistenter Pulpa aus wachsenden und durch meißelförmige Schneide zum Nagen eingerichteten Nagezähnen umgebildet ist, hinter denen oben selten ein zweites, rudimentäres Paar auftritt. Canini fehlen. Ein weites Diastem trennt den Incisivus von den Backenzähnen, die ursprünglich brachydont und bunodont oder lophodont sind, aber hypselodont und schmelzfaltig werden können. Condylus mandibulae meist gestreckt; gestattet alsdann propalinale Gleitbewegung in einer gleichfalls verlängerten, furchigen Gelenkgrube. Tympanicum bildet Bulla ossea; Orbita in weiter Verbindung mit der Temporalgrube. Canalis infraorbitalis häufig sehr weit für den Durchtritt einer Portion des Masseter. Stets reicht das Intermaxillare an das Frontale und schließt das Maxillare von diesem aus. Centrale carpi wenigstens in der Jugend vorhanden. Clavicula häufig stark reduziert. Foramen entepicondyloideum fehlt meist. Trochanter tertius kann fehlen. Meist 4 Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten. Gehirn makrosmatisch, meist mit glatten Hemisphären, welche das Cerebellum unbedeckt lassen. Zunge hat höchstens 3 Papillae vallatae. Magen meist einfach. Testes liegen zeitlich abdominal oder extraabdominal in einem Cremastersack, und zwar subintegumental oder skrotal. Uterus duplex. Placenta diskoidal, deciduat; Allantochorion klein, dorsal vom Embryo, der in napfförmigem Dottersack liegt.

Geographische Verbreitung.

Die Nager sind über die ganze Erde verbreitet, von den Tropen bis zu den eisbedeckten Polen und im Hochgebirge bis zur äußersten Grenze des Lebens. Das zeigen z. B. der Polarhase (Lepus arcticus), die Lemminge (Lemmus und Dicrostonyx), der Alpenhase (L. varronis), die Schneemaus (Microtus nivalis), die Murmeltiere (Marmota), die im asiatischen Hochgebirge weit über 4000 m hinaufgehen; ebendort einzelne Pfeifhasen (Ochotona), die gar bis 6300 m Höhe wahrgenommen sind. Diese universale Verbreitung gilt in erster Linie für die zahllosen Repräsentanten der Myoidea. Von diesen sind die Murinae, die Mäuse, mit ihren etwa 400 Arten über die Alte Welt verbreitet, wo sie nur in Madagaskar ursprünglich fehlten. In den Tropen am zahlreichsten, nehmen sie nach den Polen schnell ab. Zahlreich sind sie auch in der australischen Region. So sind mehr als 50 Arten von Mus, in weiterem Sinne, über Australien, Neu-Guinea und Polynesien verbreitet. Diese Muriden bilden zusammen mit wenigen Chiroptera die einzigen Landsäugetiere Polynesiens und Neuseelands, indem erstere Inselwelt Mus nativitatis Thms., M. Macleari Thms. und M. exulans Peale beherbergt, von denen eine Abart der letzteren unter dem Namen M. maorium Hutt. das einzige Landsäugetier Neuseelands ist. Auffallend ist, daß Australien selbst, gegenüber dem sonstigen Mangel an Monodelphia, die sich auf den Dingo und einige Fledermäuse beschränken, eine erhebliche Anzahl Mäuse besitzt. Einfuhr, etwa durch Zutun des Menschen, ist ausgeschlossen. Es handelt sich doch um durchaus eigentümliche Genera wie Mastacomys, Conilurus, Pogonomys u. a., die auch in Neu-Guinea vorkommen, beiderseits mit

endemischen Arten. Von diesen hat Conilurus, wie das Beuteltier Antechinomys, die beide die Sandflächen Australiens bewohnen, eine hüpfende Fortbewegung angenommen, ähnlich den afrikanischen und südasiatischen Gerbillinae, deren langen Schwanz und lange Ohren sie erwarben. Noch merkwürdiger sind die Hydromyinae mit Xeromys, Leptomys, Hydromys u. a., von denen das letztgenannte Geschlecht sich durchaus an das Wasserleben angepaßt hat. Neben zahlreichen endemischen Arten in Australien treten andere in Neu-Guinea auf. Im übrigen sind ihre nächsten Verwandten (Celaenomys, Crumomys, Chrotomys) durch O. Thomas nur aus dem Berglande der Philippinen bekannt gemacht. Es handelt sich offenbar um eine sehr alte Familie, deren Einwanderung in Australia auf S. 12 und 91 erörtert wurde.

Durch Zutun des Menschen sind kosmopolitisch geworden unsere Hausmaus, die schwarze und die Wanderratte, die, aus Asien stammend, allmählich den ganzen alten Kontinent in Besitz genommen haben und von hier aus durch den Schiffsverkehr über die Erde verbreitet wurden.

Eine ähnliche Rolle wie diese, aber weniger gebunden an den Menschen und seine Wohnstätte, spielen in der Neuen Welt die Arten der Gattung Hesperomys in alter Auffassung. Sie gehören den Cricetinae an, die in Europa durch den bekannten Hamster (Cricetus), im östlichen Europa und dem gemäßigten Asien durch zahlreiche in Untergattungen zusammengefaßte Arten vertreten sind, in Afrika durch Mystromys. Die Cricetinae haben aber überhaupt die ausgedehnteste Verbreitung unter den Nagern, wenn wir ihnen die amerikanischen Verwandten, die auch als Sigmodontinae vereinigt werden, zuzählen. Die zahlreichen Gattungen derselben mit über 500 Arten erstrecken sich vom arktischen Nord-Amerika bis Patagonien und werden im tropischen Amerika in Höhen bis über 3000 m angetroffen. Den Cricetinae wurden früher auch die wenig zahlreichen, einzigen einheimischen Nager Madagaskars: Brachytarsomys, Nesomys, Hallomys, Brachyuromys, Hypogeomys, Gymnuromys und Eliurus zugerechnet. Sie bilden aber heute die selbständige Familie der Nesomyidae.

Fast ausschließlich auf den temperierten und arktischen Teil der nördlichen Hemisphäre beschränkt, namentlich aber auf das nearktische Gebiet, sind die Microtinae (Arvicolinae). Unter diesen haben die weit über 100 Arten von Microtus Schrank (s. l.) ihr Wohngebiet von der Ebene bis ins Hochgebirge, namentlich im nord-amerikanischen und asiatischen Alpenlande reichen sie bis an die Grenze des Lebens. Sie vertreten hier die Murinen. Die Feldmäuse (Microtus) und Lemminge (Lemmus) erreichen die größte Individuenzahl unter den Mammalia.

Über einen großen Teil der gemäßigten und tropischen Erde verbreiten sich die fast 200 Arten von *Sciurus* L. (s. l.), die hauptsächlich an Wälder gebunden, entsprechend ihrem Wohngebiet, in zahlreiche Untergattungen zerlegt sind. Die orientalische Region enthält die Hauptmasse, während sie außer dem australischen Gebiet und Madagaskar auch den Antillen fehlen und im neotropischen Gebiet selten sind. Gegenüber diesen arboricolen Eichhörnchen, denen sich *Reithrosciurus*, *Ratufa* u. a. anschließen, sind die Erdeichhörnchen, dem Genus Xerus angehörig, ausschließlich afrikanisch. Die übrigen erdbewohnenden, grabenden und meist gesellig lebenden Sciurinae gehören der ganzen nördlichen Hemisphäre an. Hauptsächlich nearktisch sind die vielen Arten von Eutamias und Tamias; die

einzigen asiatischen Arten sind Eu. asiaticus und orientalis. Mehr gleichmäßig verteilt über Eurasien und Nord-Amerika sind die zahlreichen Arten von Citellus (Spermophilus); Cynomys ist nearktisch, Marmota (Arctomys) hauptsächlich paläarktisch. Das Murmeltier der Alpen (M. marmota) hat seinen nächsten Verwandten im Bobak (M. bobak) der Ebenen von Ost-Europa und Asien. Die asiatischen Alpengebiete beherbergen mehrere Arten, von denen M. aureus im Pamir bis über 4000 m Höhe angetroffen wurde. Die nahe verwandten Nannosciurinae und Pteromyinae sind ausschließlich altweltlich mit Ausnahme von Sciuropterus volans L. und Arten aus Nord-Amerika. Die Castoroidea gehören ebenfalls der nördlichen Hemisphäre an.

Die Hystricoidea bewohnen fast ausschließlich die Neue Welt, indem sie nach unserer Anordnung in fünf Familien zerfallen, welche sehr ausgesprochen die neotropische Region charakterisieren. Diese ist überhaupt die an endemischen Nagern reichste. Ihr allein gehören an die Caviidae, Chinchillidae, Capromyidae, Octodontidae und Erethizontidae. Letztere Familie sendet aber Vorposten nach Nordamerika. Die eigentlichen Hystricidae gehören dem äthiopischen und orientalischen Gebiete an und dehnen sich mit Hystrix auf die Uferländer des Mittelländischen Meeres aus. Als zweite altweltliche Familie der Hystricoidea gelten die Ctenodactylidae, die auf Afrika beschränkt sind.

Auch einzelne andere Familien charakterisieren bestimmte Regionen. So sind afrikanisch die Anomaluroidea und Bathyergoidea. Afrika und Eurasien gehören die Myoxidae an. Ebenso die Dipodidae, die nur in Zapus einen nearktischen Vertreter haben. Letzterem Gebiete sind auch die Haplodontidae eigen, sowie die Geomyoidea, die nur mit einzelnen Arten bis Zentral-Amerika sich erstrecken und die sonorische Region Hart Merriams charakterisieren.

Von den Duplicidentata bewohnt Ochotona (Lagomys) die Gebirgsländer Südost-Europas, Nord-Asiens und der Rocky Mountains. Die Leporiden dagegen sind fast kosmopolitisch, da sie nur im südlichen Süd-Amerika, in Madagaskar und im australischen Gebiet fehlen. Fast bis an die westliche Grenze des letzteren reicht der sumatranische Nesolagus. Das südliche Afrika beherbergt ein Kaninchen (Oryctolagus). Die eigentlichen Hasen haben aber ihr Wohngebiet in der nördlichen Hemisphaera: Sylvilagus mit Unterarten ist nearktisch, erstreckt sich aber bis tropisch Süd-Amerika. Die zahlreichen Arten von Lepus aber sind der Mehrzahl nach eurasiatisch, weit weniger zahlreich sind die afrikanischen, bis zum Kap, und die nearktischen, die bis Mexiko sich ausdehnen.

Vorwiegend die Nager liefern eine Anzahl Charaktertiere der Steppen. Für die subarktischen Steppen Rußlands und Westsibiriens sind außer den bekannten Springmäusen (Alactaga), Ziesel (Citellus), Lemmingen (Lemmus), Hamster (Cricetus) und Microtus-Arten noch zu nennen Ochotona und Marmota bobac. Zahlreiche diluviale Reste dieser Tiere hat man auch in West-Europa gefunden. Hierdurch beweist Nehring, daß zur Eiszeit durch Deutschland bis nach Frankreich Steppen sich erstreckten und damit die genannten Steppentiere dorthin einwanderten. Der nacheiszeitliche Klimawechsel mit zunehmender Feuchtigkeit und neuer Waldformation trieb sie zurück in ihre östlichen Wohngebiete. Als Relikt in unseren heutigen Kultursteppen mag der Hamster gelten, vielleicht auch der Hase und in unseren Alpen vielleicht das Murmeltier.

Taxonomie.

Die Rodentia bilden gegenüber den übrigen Säugetieren eine gut umschriebene Ordnung. Auf größere Schwierigkeiten stößt ihre Gruppierung in verschiedene Familien und deren Zusammenhang, insoweit er auf näherer oder entfernterer Verwandtschaft beruht. Letzteres Streben brachten namentlich H. Winge und Tullberg zum Ausdruck. Sie änderten dadurch erheblich die systematische Anordnung, wie sie sich besonders durch die Arbeiten von A. Brandt, Lilljeborg, Waterhouse und Alston allmählich herausgebildet hatte. Diese hatte zwar das große Verdienst, eine Übersicht der recenten und fossilen Nager, deren Zahl inzwischen bis ungefähr 2800 gestiegen ist, zu gestatten, brachte aber einzelne Familien in ein koordiniertes oder subordiniertes Verhältnis zu anderen oder zu größeren Gruppen, das der Wirklichkeit nicht entsprach und das genealogische Verhältnis nicht zum Ausdruck brachte. Viele Fragen harren in dieser Richtung noch der Antwort; jedenfalls hat uns aber Winge in manchen Punkten diesem Ziele näher geführt. In den Hauptzügen folge ich daher seinem System, wie auch Tullberg tat, dessen Ansichten in anderen Punkten ich mich anschließe. Wieder in anderen folgte ich F. Major und O. Thomas. Des letzteren systematische Anordnung aus dem Jahre 1896 ist gewissermaßen ein Kompromiß zwischen der älteren Anordnung und den neueren Anschauungen Winges. In der tabellarischen Übersicht auf S. 267 habe ich daher diese drei Systeme nebeneinandergestellt, um eine Vergleichung zu erleichtern. Dabei mußte die Reihenfolge des Systems von Winge durcheinandergeworfen und seine Zusammenfassungen in größeren Gruppen, die aber bei ihm keine eigenen Namen tragen, außer acht gelassen werden. — Hieran schließt sich auf S. 268 und S. 269 eine kursorische Übersicht über die systematische Anordnung, der ich folgte.

(S. tabellarische Übersichten auf S. 267, 268, 269.)

I. Unterordnung: Duplicidentata.

(Lagomorpha.)

Hinter den eigentlichen Nagezähnen liegt oben ein zweites Paar weit kleinerer Incisivi mit deutlichen Milchvorgängern. Alle Incisivi sind von Schmelz umgeben, das auf deren Hinterfläche aber nur geringe Ausbildung erreicht. Von den Backenzähnen, deren Zahl $\frac{6}{5}—\frac{5}{5}$ beträgt, ist die Zahl der Prämolaren konstant $\frac{P_2\ P_3\ P_4}{\cdot\ P_3\ P_4}$, die der Molaren variiert aber zwischen $\frac{3}{3}$ bei Leporidae und $\frac{2}{3}$ bei Ochotona durch Verlust von $M\frac{3}{-}$; unter fossilen Ochotonidae sank aber bei + Prolagus diese Zahl auf $\frac{2}{2}$ durch Verlust auch von $M_{\overline{3}}$ [Winge, F. Major]. Sie sind wurzellos; werden als lamellös (Blätterzähne) und als aufgebaut aus zwei mit Schmelz bekleideten Dentinzylindern beschrieben, die durch Zement verkittet seien. Tatsächlich handelt es sich aber um einen einzigen Zylinder mit tiefer Schmelzfalte, der an den oberen M von innen her eindringt und mit Zement gefüllt ist [Hensel]; so kommt es zu queren Schmelzbändern. F. Major hat dargelegt, wie diese Zahnform aus einer ursprünglichen bunodonten und brachydonten entstand, welche lophodonten Charakter annahm mit Tälern zwischen den Hügeln. Allmählich wird die Krone hypselodont, das Tal füllt sich mit Zement, die Wurzel geht verloren, von persistenter Pulpa aus hat be-

ständiger Wuchs statt. Die Verlängerung der Krone begann oben an der Innenseite, unten an der Außenseite der Krone, entsprechend der stärkeren Abnutzung, die wieder Folge ist des hier herrschenden stärksten Drucks. Dies steht wieder damit in Zusammenhang, daß im Gegensatz zu den Simplicidentata bei den Duplicidentata der Abstand der oberen Zahnreihen größer ist als der der unteren und daß beim Kauen eine transversale Gleitbewegung der Zahnreihen aufeinander geschieht. Dementsprechend ist die Gelenkgrube für den Unterkiefer verhältnismäßig breit und gestattet seitliche Verschiebung, auch sind die Unterkieferhälften in der Symphyse fest verbunden und der Processus angularis einfach, wie bei anderen Säugern. Am Schädel fehlt dem Supraoccipitale ein Processus lateralis, der Processus paroccipitalis ist groß, der Processus mastoideus deutlich, das Foramen infraorbitale ist klein, das Orbitosphenoid groß, die Foramina optica vereinigt. Der Gesichtsteil des Maxillare fällt dadurch auf, daß sein äußeres Knochenblatt durchbrochen ist. Der knöcherne Gaumen ist auf eine schmale Brücke reduziert, entweder durch Einschränkung des Palatinum (Lepus) oder daneben des Maxillare, dessen Gaumenteil bei Ochotona nur einen schmalen Saum bildet. Die Clavicula ist rudimentär oder vollständig. In der Hand bleiben Scaphoid und Lunatum getrennt, das Centrale frei, der Pollex frei. Ein radiales Sesambein fehlt, desgleichen ein Foramen entepicondyloideum. Das Femur hat einen Trochanter tertius; von der Fibula ist mehr als die distale Hälfte mit der Tibia verschmolzen; sie artikuliert mit dem Calcaneus. Ein Entocuneiforme wird noch angelegt, soll aber nach dem einen resorbiert werden, nach dem anderen verschmelzen mit dem rudimentären Metatarsale I, das seinerseits mit Metatarsale II verschmelzen kann. Nach Forsyth Major kommt bei einzelnen Lagomorphen auch Koossifikation von Metatarsale II mit dem Mesocuneiforme vor. Außer einem Tibiale tarsi tritt meist ein distales „ulnares Sesambein" auf. Ein Hallux fehlt. Der Gaumen zeichnet sich aus durch zahlreiche Gaumenleisten, das lange Coecum durch eine Spiralfalte in seinem erweiterten Teil. Die Urethra mündet hoch in die Vagina, so daß der Canalis urogenitalis lang ist; dem Penis fehlt ein Os penis, auch ist er nach hinten gekehrt.

Verschiedene der genannten Merkmale zeigen, daß den Lagomorpha unter der Rodentia eine ursprünglichere Stelle zukommt. Namentlich ist darauf hinzuweisen, daß die für Simplicidentata so charakteristische vor- und rückwärts gerichtete Gleitbewegung des Unterkiefers und die kausal damit verbundenen Eigentümlichkeiten im Kiefergelenk, im Bau und Lage des Gebisses, in der Kaumuskulatur, die dann wieder auf den Schädel einwirkten, bei den Hasenartigen ganz zurücktritt zugunsten einer ursprünglicheren Kieferbewegung. Aber auch abgesehen von diesen durch Funktion hervorgerufenen Unterschieden deutet vielerlei auf eine weit zurückliegende Trennung beider großen Abteilungen.

Den Lagomorphen gehören zwei Familien an, von denen die erste die ursprünglichere ist:

1. Familie: OCHOTONIDAE (Lagomyidae). Pfeifhasen. Kleine paläarktische und nearktische, hauptsächlich alpine Tiere mit niedergedrücktem Schädel, ohne Proc. postorbitales, fast gleichlangen Gliedmaßen, kurzen Ohren, ohne äußeren Schwanz, kompletter Clavicula. Im Gebiß $I\frac{2}{1}C\frac{0}{0}P\frac{3}{2}M\frac{3}{3}$ fehlt $M\frac{3}{3}$. Die Bulla tympani ist durch Knochenblättchen spongiös und

Vergleichende Übersicht über verschiedene Systeme der Rodentia.

Seit Brandt, Alston u. a. gebräuchliche Verteilung:	Nach O. Thomas 1896.		Nach H. Winge 1888 (Reihenfolge durch Zahlen angedeutet).	
	I. Simplicidentati			II.
Sciuromorpha. $P\frac{2}{1}—\frac{1}{1}$. M mit oder ohne Wurzeln. Frontale mit oder ohne postorbitalem Fortsatz. Infraorbitalloch klein; groß bei Anomaluridae. Clavicula groß. Jochbogen zart, hauptsächlich durch Jugale gebildet. Proc. angularis geht vom Unterrande des Unterkiefers ab. Fibula frei.	*Anomaluri*	Anomaluridae	Anomalurini (+ Pedetini)	*Anomaluridae* 3
	Sciuromorpha	Sciuridae	Sciurini	*Sciuridae* 8
		Castoridae	Castorini	
	Aplodontiae	Aplodontidae	.....	*Haplodontidae* 2
Myomorpha. $P\frac{1}{1}—\frac{0}{0}$. M mit oder ohne Wurzeln. Postorbitaler Fortsatz fehlt. Infraorbitalloch verschieden groß. Clavicula fast stets vollständig. Jochbogen zierlich. Jugale getragen durch Proc. zygomaticus maxillaris. Proc. angularis wie oben. Fibula mit Tibia verwachsen.	*Myomorpha*	Gliridae	.....	*Myoxidae* 5
		Muridae	.....	*Muridae* 6
		Spalacidae	s. unten	
		Geomyidae	Geomyini	*Saccomyidae* 9
		Heteromyidae	Saccomyini	
		Bathyergidae	s. unten	
		Dipodidae	Dipodini	*Dipodidae* 4
			Spalacini	
Hystricomorpha. $P\frac{1}{1}$. M mit oder ohne Wurzeln, ohne Höcker. Postorbitaler Fortsatz fehlt. Infraorbitalloch groß. Clavicula vollständig oder meist reduziert. Jochbogen und Jugale stark. Proc. angularis geht von der Seitenwand der Alveole des Unterkiefers ab. Fibula frei oder mit Tibia verachsen (Bathyergini).	*Hystricomorpha*	Pedetidae	s. oben	*Hystricidae* 7
		Octodontidae	Octodontini	
			Capromyini	
			Ctenodactylini	
		Hystricidae	Hystricini	
		Erethizontidae		
		Chinchillidae	Eriomyini	
		Dasyproctidae	Dasyproctini	
		Dinomyidae		
		Caviidae		
			Bathyergini	
	II. Duplicidentati			I.
Lagomorpha. $I\frac{2}{1}$. $P\frac{3}{2}$. M wurzellos. Frontale mit oder ohne postorbitalem Fortsatz. Infraorbitalloch klein.	*Lagomorpha*	Ochotonidae	.....	*Leporidae* 1
		Leporidae		

In diesem Werke angewandtes System der Rodentia.

I. Duplicidentata.

$I\ \frac{2}{1}\ C\ \frac{0}{0}\ P\ \frac{3}{2}\ M\ \frac{3}{3}—\frac{3}{3}\ (—\frac{2}{2})$; wurzellos, mit tiefer Schmelzfalte. Zwischenraum der oberen Zahnreihen größer als der unteren. Gelenkgrube für Unterkiefer queroval; Kieferbewegung lateral. Orbitosphenoid groß. Foramina optica vereinigt. Scaphoid, Lunatum und Centrale selbständig. Fibula mit Tibia distal verschmolzen, artikuliert mit Calcaneus. Gaumenleisten zahlreich. Coecum mit Spiralfalte.

1. *Ochotonidae.* $P\ \frac{3}{2}\ M\ \frac{2}{3}$. Bulla tympani zellig, mit Petrosum verwachsen. Clavicula vollständig. Gliedmaßen ungefähr gleich lang. Ohren kurz.
2. *Leporidae.* $P\ \frac{3}{2}\ M\ \frac{3}{3}$. Bulla tympani hohl, nicht mit Petrosum verwachsen. Clavicula rudimentär. Hintergliedmaßen verlängert. Ohren lang.

II. Simplicidentata.

$I\ \frac{1}{1}\ C\ \frac{0}{0}\ P\ \frac{2}{1}—\frac{1}{1}—\frac{0}{0}\ M\ \frac{3}{3}—\frac{2}{2}$, Backenzähne mit oder ohne Wurzeln, Krone brachy- oder hypselodont, bunodont, lophodont, schmelzfaltig oder lamellös. Zwischenraum zwischen oberen Zahnreihen kleiner als unten. Gelenkgrube für Unterkiefer schmal. Kieferbewegung longitudinal. Orbitosphenoid klein. Foramina optica getrennt. Scaphoid und Lunatum meist verschmolzen, Centrale meist selbständig. Fibula artikuliert nur ganz ausnahmsweise mit Calcaneus. Gaumenleisten sparsam. Coecum ohne Spiralfalte.

Processus angularis geht vom unteren Rande der Alveole (des Körpers) des Unterkiefers aus. Der Masseter passiert nicht den engen Infraorbitalkanal, Alisphenoidkanal kann fehlen. Canalis transversus vorhanden. Malleus und Incus getrennt. Foramen entepicondyloideum kann fehlen. Tibia und Fibula frei oder verwachsen. Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Centrale frei. Magen einfach.

1. ***Haplodontoidea.*** $P\ \frac{2}{1}\ M\ \frac{3}{3}$ wurzellos. Temporalis und Processus coronoideus groß. Foramen infraorbitale weit. Kein Processus postorbitalis. Tibia und Fibula frei.
2. ***Sciuroidea.*** $P\ \frac{2}{1}—\frac{1}{1}\ M\ \frac{3}{3}$ bewurzelt. Temporalis und Proc. coronoideus mäßig. Foramen infraorbitale eng. Processus postorbitalis groß. Bulla tympani zellig. Tibia und Fibula frei.
   1. *Sciuridae.*
   2. *Pteromyidae.*
   3. *Xeridae.*
   4. *Tamiidae.*
   5. *Marmotidae.*
3. ***Castoroidea.*** $P\ \frac{1}{1}\ M\ \frac{3}{3}$ gleich groß, werden hypselodont und wurzellos. Bulla tympani hohl. Kein Processus postorbitalis. Canalis infraorbitalis eng. Schwimmhäute, Ruderschwanz. Tibia und Fibula verwachsen.
4. ***Geomyoidea.*** $P\ \frac{1}{1}\ M\ \frac{3}{3}$ mit oder ohne Wurzeln, sparsam schmelzfaltig. Canalis infraorbitalis eng. Alisphenoidkanal und Processus postorbitalis fehlt. Tibia und Fibula verwachsen. Äußere Backentaschen.
   1. *Heteromyidae.*
   2. *Geomyidae.*
5. ***Anomaluroidea.*** Infraorbitalkanal groß. Foramen lacrymale hoch gelegen. Canalis transversus fehlt. Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Malleus und Incus verschmolzen. $P\ \frac{1}{1}\ M\ \frac{3}{3}$. Mit oder ohne Wurzeln.
   1. *Anomaluridae* Wurzelzähne, Flughaut.
   2. *Pedetidae* Zähne wurzellos, verlängerte Hinterbeine.

6. ***Myoxoidea.*** P $\frac{1}{1}$—$\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ brachydont, buno-lophodont, bewurzelt. Processus angularis gedreht. Coecum fehlt. Magen ohne Hornschicht.
   1. *Myoxidae.*
   2. *Platacanthomyidae.*
7. ***Dipodoidea.*** P $\frac{1}{1}$—$\frac{1}{0}$—$\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ mit Wurzeln. Coecum vorhanden. Magen ohne Hornschicht. Canalis transversus fehlt.
   1. *Sicistidae.*
   2. *Dipodidae.*

Processus angularis wie oben. Foramen lacrymale niedrig gelegene Spalte. Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Centrale frei. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen. Malleus und Incus getrennt. Mit Ausnahme von Lophiomyidae: Clavicula vollständig. Infraorbitalkanal mehr oder weniger weit. Canalis transversus meist vorhanden. Magen meist kompliziert.

8. ***Myoidea.*** P $\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$—$\frac{2}{2}$. M1 meist größer als M2, mit oder ohne Wurzeln, mit Schmelzhöckern oder Falten. Jugale und Jochbogen klein. Schwanz meist dünn behaart, zuweilen kurz. Coecum. Magen mit Hornschicht.
   1. *Spalacidae* M1 und M2 gleich groß. Gräber.
   2. *Nesomyidae* madagassisch.
   3. *Muridae* wie 8.
      a) Cricetinae.
      b) Lophiomyinae.
      c) Microtinae.
      d) Murinae.
      e) Gerbillinae.
      f) Hydromyinae.

9. ***Bathyergoidea.*** Scaphoid und Lunatum getrennt. Tibia und Fibula verwachsen. Clavicula normal. Masseter geht nicht durch engen Infraorbitalkanal. Temporalis groß. Gräber.
10. ***Hystricoidea.*** Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Tibia und Fibula getrennt. Clavicula meist reduziert. Infraorbitalkanal groß.
    1. *Hystricidae.*
    2. *Erethizontidae.*
    3. *Caviidae.*
       a) Dinomyinae.
       b) Dasyproctinae.
       c) Caviinae.
       d) Hydrochoerinae.
    4. *Chinchillidae.*
    5. *Capromyidae.*
    6. *Octodontidae.*
    7. *Ctenodactylidae.*
    8. *Thrynomyidae.*

Processus angularis geht aus von der Seitenwand der Alveole (des Körpers) des Unterkiefers. Malleus und Incus verschmolzen. Canalis transversus fehlt. P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$ ursprünglich mit je einer äußeren und inneren Schmelzfalte. Foramen entepicondyloideum fehlt. Magen ohne Hornschicht.

mit dem Petrosum verwachsen; Processus postorbitales der Frontalia fehlen. Die zahlreichen Arten gehören alle dem Genus Ochotona Link (Lagomys G. Cuv.) an, von denen nur *O. pusillus* Pall. in Europa, und zwar in den Ebenen im südlichen Rußland vorkommt und auch aus dem Plistocän von West-Europa bekannt ist.

2. Familie: Leporidae. Hintergliedmaßen mehr oder weniger verlängert, Ohren lang, Schwanz kurz bis fehlend. Clavicula rudimentär. Gebiß $I\frac{2}{1}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{3}{2}\ M\frac{3}{3}$. Bulla tympani nicht schwammig, nicht mit Petrosum verwachsen. Frontale mit Processus postorbitalis.

Wir teilen sie mit Forsyth Major, allerdings einigermaßen künstlich, in zwei Gruppen ein:

A. Formen, in denen sich die Spezialisierung zum schnellen Lauf und die damit in Verbindung stehende hohe Ausbildung der Sinnesorgane äußert in der Verlängerung der Hinterextremitäten, in den langen Ohren, großen Augen, die ihrerseits wieder die Schädelform beeinflußten. Der Schwanz ist verhältnismäßig lang. Hierher gehören die fast 100 beschriebenen Arten, die auch bei generischer Aufteilung meist noch im Sammelgenus Lepus L., Hasen, belassen werden. Mit Ausnahme vom australischen Gebiet und Madagaskar sind sie über die ganze Erde verbreitet. Der bekannteste Vertreter in Mittel-Europa ist der Feldhase *L. europaeus* Pall. mit verschiedenen Standorts-Rassen. Hauptsächlich ein Bewohner der Kultursteppen, meidet er auch lichte Wälder nicht, wofern sie seinen Fluchtlauf, der auf kurze Zeit bis 80 km erreichen kann, nicht beeinträchtigen. Er wirft zwei- bis fünfmal im Jahre in oberirdischem Nest 2—5 behaarte und sehende Junge. In der skandinavischen Halbinsel, Schottland, Irland und Nord-Rußland vertritt ihn der veränderliche Hase *L. timidus* L. (L. variabilis Pall.), der im Winter seine braune Farbe in Weiß ändern kann. Der winterweiße Alpenhase der Schweiz wird als *L. t. varronis* Mill. abgetrennt.

B. In dieser Gruppe ist mehr der Charakter von Ochotona bewahrt, er entspricht mehr der grabenden Lebensweise oder dem Leben in Wäldern.

In Europa ist diese Abteilung, welche kürzere, fast gleichlange Extremitäten, kürzere Ohren, kleinere Augen und einen kurzen Schwanz hat, der fast fehlen kann, vertreten durch Oryctolagus, *O. cuniculus* L. Das Kaninchen unterscheidet sich außerdem von dem Hasen durch geringere Größe, graue Farbe, Fehlen des schwarzen Flecks an der Ohrspitze. Auch gräbt es Gänge, worin es 4—8mal im Jahre 3—8 „blinde", nackte, hilflose Junge wirft. Aus seiner ursprünglichen Heimat in Nord-Afrika und Süd-Europa nach dem Norden verbreitet, hat man es in andere Länder eingeführt, so nach Australien, wo es sich ungeheuer vermehrt hat zum großen Schaden von Landbau und Viehzucht. Zahlreiche Varietäten sind gezüchtet. Die gründliche Studie von van Bemmelen kommt zum Schluß, daß das Kaninchen ein durch Grabgewohnheit umgebildeter Hase sei. Mir scheint diese Abteilung die ursprünglichere. Zu ihr mag gehören Caprolagus Blyth vom Südfuße des Himalaja; der waldbewohnende sumatranische *Nesolagus netscheri* Jent., der nicht gräbt; der schwanzlose Romerolagus Merr. von Mexiko, der noch eine vollständige Clavicula besitzt; der ans Wasserleben angepaßte Limnolagus Mearns des östlichen temperierten Nord-Amerikas und der gleichfalls amerikanische Sylvilagus Gray.

II. Unterordnung: Simplicidentata.

In jedem Kiefer nur ein wurzelloser, gebogener, nur an der Vorderfläche mit Schmelz bedeckter Incisivus. Ausnahmsweise 2 obere P, sonst höchstens 1 P oben und unten und $\frac{3}{3}$ M, deren Zahl auf $\frac{2}{2}$ und damit das Gebiß auf $I\frac{1}{1}M\frac{2}{2}$ zurückgehen kann. Die Backenzähne bilden divergierende, konvergierende oder parallele Reihen, die oben durch schmaleren Zwischenraum als unten getrennt sind. Ursprünglich sind es Höckerzähne mit Wurzeln. Die Höcker können sich quer verbinden, wodurch bei Abnutzung Dentininseln entstehen, die Schmelzfalten oder Schmelzschlingen darstellen.

Das Foramen infraorbitale kann sich für den Durchtritt der medialen Fasern des Musc. masseter bis zu Orbitaweite zum Canalis infraorbitalis ausweiten; ein Alisphenoidkanal ist vorhanden; Orbitosphenoid klein, bildet meist nur einen Knochenring um das Foramen opticum. Supraoccipitale hat häufig einen Processus lateralis. Fossa glenoidea für Unterkiefer länglich, mehr oder weniger rinnenförmig. Hierdurch ist Verschiebung des Unterkiefers von vorn nach hinten angewiesen; daneben kommt seitliche Rotation je einer Unterkieferhälfte vor. Dementsprechend ist die symphysiale Verbindung der Unterkieferhälften meist eine lockere und spannt sich zwischen ihnen ein Musculus transversus mandibulae aus (S. 251). Processus angularis ausgedehnt; liegt entweder lateral vom Körper des Unterkiefers resp. von der Alveole seines Schneidezahns (Hystricognathi), oder er liegt zwar in der Flucht der Alveole, senkrecht nach unten gerichtet, seine vordere Ecke ist alsdann aber nach einwärts gebogen (Sciurognathi S. 246). Der Condylus des Unterkiefers ist länglich bis langgestreckt.

Die Clavicula ist meist vorhanden, häufig aber unvollständig. Radius und Ulna verschmelzen nie, meist aber Scaphoid und Lunatum (ausgenommen Ctenodactylus und Bathyergoidea). Ein freies Centrale fehlt nur den Hystricidae und Coelogenys. Abgesehen von den Ausnahmen, wo der Daumen ganz fehlt und von den grabenden Formen, bei denen er meist gut entwickelt ist und eine seitlich zusammengedrückte Kralle trägt, ist er sonst klein und hat einen platten Nagel oder ein Nagelrudiment. Ein „radiales Sesambein" (S. 247) ist wohl stets vertreten. Ein Foramen entepicondyloideum ist zuweilen vorhanden, der Trochanter tertius kann fehlen. Tibia und Fibula sind frei oder in verschiedenem Grade, namentlich distal, verschmolzen. Fibula artikuliert nicht mit Calcaneus. Meist fünf Zehen; auch wenn der Hallux schwindet, kommt stets ein Tibiale tarsi (tibiales Sesambein) vor.

Gaumenleisten sind wenig zahlreich; zuweilen treten Backentaschen auf. Magen einfach, nur bei den Muridae mit Hornbekleidung im kardialen Teil, der sich auch äußerlich vom Drüsenmagen abtrennt. Ein Coecum fehlt nur den Myoxidae; es hat keine Spiralfalte oder höchstens nur eine Andeutung einer solchen. In dem Bau der äußeren männlichen Geschlechtsorgane hat man seit Tullberg ein Mittel gesucht zur rationellen Systematisierung der überzahlreichen Arten.

Den Übergang von den ursprünglicheren Duplicidentata zu den spezialisierteren Simplicidentata bilden vermutlich die ausgestorbenen †*Ischyromyidae*, die uns weiter unten noch beschäftigen sollen, oder Formen, die ihnen nahe standen. Bei diesen erreichte der Masseter das Foramen infraorbitale noch nicht, dies war somit noch nicht erweitert; dafür war

aber der Musc. temporalis noch gut ausgebildet, wie ihre Crista sagittalis andeutet. Von den zwei oberen Prämolaren ist der vorderste bereits rudimentär. Hierin sind die Ischyromyidae bereits spezialisierter als die Duplicidentata, aber ursprünglicher als die Simplicidentata, von denen nur die Haplodontidae und Sciuridae noch $\frac{2}{1}$ P haben, die übrigen höchstens $\frac{1}{1}$ P.

An die Ischyromyidae reiht H. Winge die Haplodontidae an und leitet von diesen in der einen Richtung die Sciuridae in weiterem Sinne und die Geomyidae (Saccomyidae Winge) ab, in der anderen Richtung die übrigen Simplicidentata. Letztere hätten sich nach ihm, von den Anomaluridae ausgehend, einerseits zu den Hystricidae fortgebildet, andererseits zu den Dipodinae mit den Endzweigen der Muridae und Myoxidae.

In den Grundgedanken folgt T. Tullberg in seinem neuesten System der Nagetiere der Auffassung Winges, wobei er aber seine verschiedenen Familien zu größeren Einheiten zusammenfaßt.

Wir werden in unserer systematischen Übersicht uns an Winge und Tullberg anschließen, hier und da mit Abweichungen in der Anordnung, daneben aber für manche Detailfrage auch den Ansichten von O. Thomas und Forsyth Major folgen. Da weit über 2000 Simplicidentata beschrieben sind, kann unsere Übersicht nur eine ganz oberflächliche sein und wird sich in der Hauptsache auf kurze Charakterisierung der Familien zu beschränken haben. Daher wird es wohl am zweckmäßigsten sein, diese in Reihenfolge zu behandeln, ohne Zusammenfassung in noch größere Gruppen, über deren Wert einstweilen die Meinungen noch auseinandergehen. Wie solche Zusammenfassung etwa geschehen könne, deutet unsere Tabelle auf S. 268.

1. Tribus: **Haplodontoidea** mit der Familie HAPLODONTIDAE. Das ursprünglichere Verhalten des Kauapparats äußert sich im starken Musc. temporalis; in der geringen Ausbildung des Masseter medialis, der das verhältnismäßig weite Foramen infraorbitale nicht durchsetzt, gegenüber dem starken Masseter lateralis. Dementsprechend ist der Processus coronoideus für ein Nagetier auffallend hoch und die Cavitas glenoidea weit. Der Musc. transversus mandibulae ungewöhnlich groß. Backenzähne: P $\frac{3 \cdot 4}{\cdot \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$, wurzellos. P $\frac{3}{-}$ ein kleiner Zylinder. Schmelzbedeckung der Kaufläche dünn, bald abgenutzt. Dem Frontale fehlt, wie bei primitiven Lagomorpha, ein Processus postorbitalis. Augen klein, Ohren und Schwanz kurz. Hand mit freiem Daumen mit nagelähnlicher Kralle; Hallux verhältnismäßig groß, sämtliche Krallen lang und schmal.

Einige auf den Westen Nord-Amerikas beschränkte, grabende Arten, von Murmeltiergröße, die dem einzigen Genus APLODONTIA Richards. (Haplodon Wagl.) angehören.

2. Tribus: **Sciuroidea.** Die antero-posteriore Gleitbewegung des Unterkiefers ist erhöht, was erzielt wird durch stärkere Ausbildung der Portion des Masseter lateralis, die von der Vorderfläche der Wurzel des Jochbogens entspringt, welche dementsprechend verbreitert ist. Der enge Canalis infraorbitalis wird dadurch lang und nach unten verschoben. Temporalis meist gut ausgebildet, Processus coronoideus mäßig groß. Beim Kauen hat Rotation der Unterkieferhälften statt (S. 251.) Frontale mit starkem Processus postorbitalis. Knöcherner Gaumen breit. P $\frac{3 \cdot 4}{\cdot \cdot 4}$

$M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$, mit kurzen Kronen und langen Wurzeln. $P\frac{3}{-}$ kann fehlen. Pollex meist reduziert, carpale Vibrissae vorhanden, ebenso wie carpale und palmare Sohlenballen, solche auch am Fuß gut entwickelt. Testes skrotal.

In verschiedener Weise hat man versucht, über die zahlreichen kletternden, fliegenden, grabenden Vertreter eine Übersicht zu erlangen, die auch ihren verwandtschaftlichen Zusammenhang zum Ausdruck bringt. Gegenüber früheren diesbezüglichen Versuchen von F. Major hat neuerdings Pocock, anlehnend an Voruntersuchungen von Tullberg und O. Thomas, fast ausschließlich vom Bau der äußeren männlichen Geschlechtsorgane, namentlich des Os penis (Baculum) ausgehend, seine Familie der Sciuridae, teilweise provisorisch, in 6 Unterfamilien verteilt und ihr die Pteromyidae gegenübergestellt.

Von biologischen Gesichtspunkten aus läßt sich eine arboricole Gruppe mit längstem IV. Finger und IV. Zehe unterscheiden von einer terrestren, bei der dies nicht der Fall ist. Erstere umfaßt meine Sciuridae und Pteromyidae, letztere 3 andere Familien, bei denen die Frage unentschieden bleibt, ob einzelne von ihnen nicht ebenfalls arboricol waren, ehe sie sekundär die terrestre Lebensweise annahmen.

1. Familie: SCIURIDAE. Backenzähne mit vierseitigem Umriß: $P\frac{3 \cdot 4}{4}$ $M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$, verschiedengradig brachydont; Höcker entweder in Längsreihen oder sie bilden oben 4, unten 3 mehr oder weniger deutliche Querleisten. Namentlich die unteren können sich schüsselförmig abnutzen. Tränenbein normal; postorbitale Fortsätze von Frontale und Jugale gut entwickelt. Bulla ossea mit vereinzelten Querlamellen. Hinten mit 5, vorn mit 4 Zehen, von denen die IV. die längsten sind, und mit scharfen Krallen versehen. Haarkleid dicht, Schwanz lang, buschig, Ohren groß. Arboricole Tiere, die ausgezeichnet klettern und weite Sprünge machen.

Die etwa 200 beschriebenen Arten sind über alle gemäßigten und tropischen Teile der Erde mit Ausnahme von Madagaskar und dem australischen Gebiete verbreitet. Früher alle SCIURUS L. zugerechnet, sind sie allmählich über zahlreiche Genera und Subgenera verteilt; durch Pocock neuerdings gar in 6 Unterfamilien. Der bekannteste Vertreter ist *Sc. vulgaris* L. Das rote Eichhörnchen, das die Waldgebiete Europas und Nord-Asiens bewohnt, obwohl es hier und da, z. B. ursprünglich in Irland, fehlt. Es überwintert in selbstgebauten Nestern ohne einen eigentlichen Winterschlaf zu halten. Meist wirft es in diesen, seltener in Baumlöchern seine 3—8 hilflosen Jungen, die geschlossene Augenlider haben. Günstigenfalls soll es 4 Würfe im Jahre haben. Es ernährt sich von Sämereien, Nüssen, Baumrinde, verschmäht aber ebensowenig Früchte, Eier und junge Vögel. Der rotbraune Sommerpelz untermischt sich im Winter mit grauweißen Haaren; in nördlichen Klimaten wird er grauweiß. Diese Varietät ist als *Sc. v. varius* Kerr bekannt und spielt als „Feh" eine bedeutende Rolle im Pelzhandel. Im Gebirge tritt dunkle bis schwarze Färbung auf (var. alpinus F. Cuv.).

An unser Eichhorn schließen sich andere nordasiatische Arten an. Ferner sämtliche nordamerikanische und neotropische, für die man eigene Gattungen aufgestellt hat. Unter diesen spielt NEOSCIURUS Trt. mit *N. carolinensis* Gmel. in den südlicheren Staaten eine ähnliche Rolle wie unser rotes Eichhorn. In den nördlichen Staaten tut dies TAMIASCIURUS

Trt. *T. hudsonius* Erxl. Vermutlich gehört auch Rheithrosciurus Gray hierher, ein großes Eichhorn von Borneo mit 7 und mehr parallelen Längsfurchen auf den oberen Incisivi.

Eine andere Gruppe umfaßt zunächst orientalische Eichhörnchen, von denen wir nennen: Funambulus Less. mit dem in Indien allgemein bekannten *F. palmarum* (L.) mit 3 Längsstreifen auf dem Rücken. Ferner Ratufa Gray mit nur 4 Backenzähnen und bunter Färbung. Unter ihnen sind die größten Eichhörnchen. So *R. bicolor* Sparrm. von Malakka, Sumatra und Java, von Katzengröße. Den äthiopischen Vertretern gehören an: Heliosciurus Trt., Funisciurus Trt. u. a. Eine weitere ausschließlich orientalische Gruppe gruppiert sich um Callosciurus Gray und enthält auch die Zwerghörnchen Nannosciurus Trt., die seinerzeit durch F. Major zu einer eigenen Unterfamilie erhoben wurde, was sich aber nicht stichhaltig erwies.

2. Familie: Pteromyidae. Weichen von den Sciurinae ab durch den Fallschirm zwischen den Vorder- und Hintergliedmaßen und die, entsprechend der Härte der Nahrung verschiedengradig hypselodonten Zähne. Letzterer Charakter erreicht sein Maximum bei dem tibetanischen Eupetaurus Thms., der als umgeformter Pteromys G. Cuv. erscheint. Letzteres Genus umfaßt die ungefähr 20 ausschließlich indischen großen „fliegenden Eichhörnchen" mit rundem Schwanz und größerer interfemoraler Flughaut. Sie dehnen sich von Vorderindien über die großen Sunda-Inseln bis Japan aus. Das frühere Geschlecht Sciuropterus F. Cuv. hat neuere Untersuchung in zahlreiche holarktische und orientalische Genera und Subgenera zerlegt. Der alte Name ist noch belassen für die altbekannte paläarktische Art, die aber *Sc. russicus* Tied. zu heißen hat, da *Sc. volans* L. sich als nordamerikanisch herausgestellt hat und *Glaucomys volans* (L.) genannt wird. *Sc. russicus* Tied., das Flughörnchen mit verbreitertem Schwanz, rudimentärem Uropatagium und mehr brachydontem Gebiß, verbreitet sich über Nord-Asien und in Europa über Livland bis Skandinavien.

3. Familie: Xeridae. Unterscheidet sich von den Sciuridae durch terrestre Lebensweise und dementsprechenden Bau von Hand und Fuß, in denen Finger und Zehe III die längsten sind, auch kommen gestreckte Grabkrallen vor. Tränenbein aufgebläht, Proc. orbitalis klein.

Xerus Hempr. et Ehrenb., Geosciurus Sm. u. a. umfassen meist verhältnismäßig große, auf der Erde, teilweise in gegrabenen Höhlen lebende Eichhörnchen mit rudimentärer Ohrmuschel, hartem Pelz, nur 2 Zitzen und Backenzähne, die an der Druckseite semihypselodont werden und hier kurze Wurzeln erhalten. Ausschließlich afrikanisch.

4. Familie: Tamiidae. Erinnern zum Teil mehr an Eichhörnchen, haben aber als terrestre, mehr oder weniger grabende Formen den III. Finger als den längsten, die IV. Zehe aber etwas länger als die III. Tränenbein normal. Haarkleid nicht sehr weich, vielfach mit gestreiftem Rücken. Große innere Backentaschen. Tamias Illig. und Eutamias Trt. $P\frac{4}{4}M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$, es fehlt somit $P\frac{3}{-}$. Zahlreiche, auf dem Boden lebende nordamerikanische Arten, von denen nur *E. asiaticus* Gm. durch Nord-Asien bis an den Ural reicht. Gekennzeichnet durch hellere und dunklere Längsstreifen auf dem Rücken und zweiseitig behaarten Schwanz.

Citellus Oken (Spermophilus F. Cuv.) $P\frac{3\cdot4}{\cdot\ 4}M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$. Augen groß, Ohren im Pelz versteckt. Schwanz länger, zweizeilig behaart oder kurz-

behaarter Stummel, 5 Paar Zitzen, Humerus mit Foramen entepicondyloideum. Die Ziesel oder Susliks leben ähnlich wie Tamias und haben auch die gleichen Wohnorte, nur ist die Verbreitung in Eurasien eine ausgedehntere, indem zahlreiche Arten die Steppengebiete Ost-Europas bewohnen. Im Plistocän dehnten sich dieselben, z. B. *Colobotis rufescens* Keys. u. Blas., auch über West-Europa aus, von denen heutzutage nur *C. citellus* (L.) noch bis ins Donaugebiet, Schlesien und Erzgebirge reicht. *C. suslica* Güld. ist östlicher.

5. Familie: MARMOTIDAE. Obere Backenzähne mit fast dreiseitigem Umriß $P\frac{3 \cdot 4}{\cdot \cdot 4} M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$, von denen $P\frac{3}{\cdot}$ durch seine Größe auffällt. For. entepicondyloideum vorhanden. Finger und Zehen mit starken Grabkrallen; die III. die längsten oder fast so lang wie die vierte. Backentaschen rudimentär. Schwanz und Ohren kurz.

CYNOMYS Rafin. Präriehunde, nearktisch. Pollex mit großer Kralle. MARMOTA Blumenb. (Arctomys Schreb.). In selbstgegrabenen Höhlen lebende, in Winterschlaf fallende große, plumpe Nager, die der nördlichen Hemisphäre angehören. In den südeuropäischen, alpinen Gebirgen *M. marmota* (L.) Murmeltier; in den Ebenen Ost-Europas *M. bobak* (Müll.). Beiden fehlt der Daumen, der beim nordamerikanischen *M. monax* (L.) vorhanden ist.

3. Tribus: **Castoroidea.** Die Biber müssen sich früh von den übrigen Sciuroidea abgetrennt haben. Dafür sprechen primitivere Merkmale, wie das Fehlen oder wenigstens die geringe Ausbildung eines Processus postorbitalis, eine vollständig hohle Bulla ossea, Auftreten eines Pollex [Winge], auch Besonderheiten im Skelet und anderer Bau von Malleus und Incus. Die Backenzähne $P\frac{4}{4} M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ sind alle gleich groß, ursprünglich ungefähr vierhöckerig; ihre dünne Schmelzlage wird auf der Kaufläche bald abgerieben, die Krone hypselodont, mit inneren und äußeren Schmelzfalten und wurzellos. Dies weist auf zellulosereiche Nahrung, ebenso wie der Magen mit großer Drüse an der kleinen Kurvatur. Hiermit in Verbindung steht die hohe, eigenartige Ausbildung des Nage- und Kauapparates. Die Unterkieferhälften sind in der Symphyse verschmolzen. Vom starken Masseter, der den engen Canalis infraorbitalis nicht durchbohren kann, dehnt eine Portion sich auf das Intermaxillare und die Orbita aus. Entsprechend der halb unterirdischen Lebensweise, sind Augen und Ohren klein; dem Schwimmen entsprechen die großen Hinterfüße mit vollständigen Schwimmhäuten, der platte, beschuppte Schwanz, das dichte Haarkleid mit langen, groben Stichelhaaren; das Fehlen von Carpal-Vibrissae, die inguinale Lage der Testes.

Die recente Familie der CASTORIDAE enthält CASTOR L., Biber; in Nord-Amerika: *C. canadensis* Kuhl; in Europa und Asien — nach Trouessart vom 67.° bis zum 33.° n. Br. —: *C. fiber* L. Wird des Pelzes und früher des „Bibergeils" (Castoreum) wegen gejagt. Letzteres ist das stark riechende Sekret der Anal- und Präputialdrüsen, die auch Bibergeilsäcke heißen (S. 260). Sie leben in Familien vereinigt in Biberburgen, die sie am Ufer tiefer Flüsse und Seen aus durch Abnagen gefällten Baumstämmen und Ästen anlegen. Sie werfen im Mai 2—5 blinde Junge, die sich im 3. Jahr von den Eltern trennen und eigene Wohnungen bauen. Durch die

Kultur in Europa meist ausgerottet, hat sich dieser größte europäische Nager unter Schutz noch an der mittleren Elbe und in Norwegen erhalten.

Die heutigen Biber hatten früher ausgedehntere Verbreitung, sind überhaupt der Rest eines Stammes, der seine Blütezeit im Oligocän und Miocän hatte. Artenreiche Genera wie † Steneofiber E. Geoffr., † Euhapsis Matth. u. a. bezeugen dies. Sie traten namentlich in Nord-Amerika, aber auch in Europa auf. Hier lebte bis ins Plistocän das einer eigenen Familie angehörige große † Trogontherium Fisch. und im Pliocän verschiedene Arten von Castor.

4. Tribus: **Geomyoidea.** Mit Winge und Tullberg schließen wir an die Sciuroidea, namentlich aber an die Castoroidea, die teils auf, teils unter dem Boden lebenden Taschenmäuse an, deren Heimat Nord-Amerika ist, von wo Hart Merriam u. a. zahlreiche Arten beschrieben haben. Einzelne verbreiteten sich von hier nach Zentral- und Süd-Amerika. Neben Anklängen an die Muridae, die sich z. B. auch äußern im Auftreten nur einer Papilla vallata und teilweise auf Konvergenz beruhen mögen, überwiegen die Beziehungen zu den erstgenannten Gruppen. Ihren Namen Taschenmäuse entlehnen diese mehr oder weniger ausgesprochenen Gräber den äußeren Backentaschen (I, Fig. 201), die zum Eintragen von Futter in den Bau benutzt werden. Maxillare Wurzel des Proc. zygomaticus nach hinten gedrängt, entsprechend der starken Ausdehnung der vorderen Portion des Masseter auf das Maxillare; Canalis infraorbitalis dient also nur für Nerven und Gefäße. Proc. postorbitalis fehlt. Jugale kurz, erreicht Lacrymale nicht. Mastoid groß, mehr oder weniger aufgebläht. Tibia und Fibula sind verwachsen; pentadaktyl; Vorderkrallen die längsten. $P\frac{4}{4}M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$.

1. Familie: Heteromyidae. Mehr oder weniger mäuseartige Tiere mit großen Augen und Ohren, langem, behaartem Schwanz, mehr oder weniger verlängerten Hinterbeinen und hüpfender Bewegung. Der zarte etwas gewölbte Schädel hat vorspringende Nasalia und rückgebildete Jugalia. Bulla tympani spongiös, groß, so daß sie weit nach vorn reicht. Mastoid hat sich stark ausgedehnt auf Kosten des Squamosum und kann sich zu gewaltigen Bullae aufblähen, so daß sie das Supraoccipitale einengen. Dies ist am stärksten der Fall bei den Känguru-Ratten Dipodomys Gray u. a. mit ungefurchten I und wurzellosen Backenzähnen. In Perognathus Wied sind die oberen I tief gefurcht, die Backenzähne tuberkulär, mit Wurzeln. Heteromys Desm. (Saccomys F. Cuv.) zeigt gewöhnlichere Verhältnisse in der Ausbildung der Bulla tympani und mastoidei; die I sind ungefurcht, die Backenzähne mit Wurzeln und Querteilung der Krone durch eine Schmelzfalte; Haarkleid untermischt mit flachen, basal gefurchten Stacheln und Borsten.

2. Familie: Geomyidae. Plumpe, kurzbeinige, unterirdisch lebende Tiere mit kleinen Augen und Ohren und mittellangem Schwanz, der in seiner hinteren Hälfte dünnbehaart bis nackt und ein orientierendes Tastwerkzeug ist bei dem geschickten Rückwärtslaufen, das, nach Merriam, diese gewaltigen Gräber vielfach ausüben. Schädel massiv, flach; Nasalia überragen die gewaltigen I nicht. Der starke Jochbogen hat gut entwickeltes Jugale, das aber Lacrymale nicht erreicht. For. rotundum zuweilen mit For. ovale verschmolzen, mündet in weiten Can. alisphenoideus. Mastoid kaum aufgebläht. Backenzähne wurzellos.

Geomys Rafin. mit gefurchten oberen I. *G. bursarius* Shaw. Pocket-Gopher der Mississippi-Ebene, berüchtigt durch seine Schädigung an Baumwurzeln. Thomomys Wied. Obere I ungefurcht.

Den Geomyinae rechnet man die Oligocänen und miocänen Genera + Entoptychus Cope und + Pleurolicus Cope zu. Beide haben bewurzelte Backenzähne; letzterer mit niederer, ersterer mit hoher Krone. Ihr Mastoid ist bereits etwas aufgebläht. Auffallend ist es, daß aber bereits beim eocänen + *Protoptychus hatcheri* Sc. die mastoide Bulla an die der Heteromyidae erinnert. Diesen sind noch wahrscheinlicher zuzuzählen die oligocänen + Heliscomys Cope und + Gymnoptychus Cope, letzterer mit freier Tibia und Fibula. Diese sämtlichen, zum Teil weit zurückliegenden Arten sind wie die recenten Geomyoidea nordamerikanisch.

5. Tribus: **Anomaluroidea.** An primitive Sciuroidea schließt sich diese Familie an, die auf Afrika südlich von der Sahara beschränkt ist. Das Foramen infraorbitale ist groß, das Foramen lacrymale hoch gelegen, ein Canalis transversus fehlt. Der Sciurognathen-Typus Tullbergs äußert sich im Unterkiefer, in dem getrennten Malleus und Incus usw. Scaphoid und Lunatum sind verschmolzen, die Clavicula vollständig. $\frac{4}{4}$ Backenzähne. Nach dem Vorgange Winges vereinigen wir hierin zwei Formenreihen, deren Zusammenhang ein so entfernter ist, daß er durch Aufstellung zweier Familien zum Ausdruck gebracht werden muß.

1. Familie: Anomaluridae. Die Backenzähne haben Wurzeln und untiefe Schmelzfalten; Unterkieferhälften beweglich verbunden. Frontale mit kurzem Processus postorbitalis. Unterseite des rundum behaarten Schwanzes mit zwei Reihen von Hornschuppen (I, Fig. 4, S. 8). Anomalurus Waterh. und Idiurus Matsch. haben eine große Flughaut, die sich bis zum Ellenbogen erstreckt und hier durch einen Knorpelstab vom Olecranon gestützt wird. Bei der gleichfalls arboricolen Zenkerella Matsch. (Aëthurus de Wint.) fehlt die Flughaut.

2. Familie: Pedetidae. Die Schwierigkeit, dem südafrikanischen Springhasen Pedetes Ill., der bald den Dipodidae, bald den Hystricidae zugerechnet wurde, seine richtige Stellung anzuweisen, hat Winge dahin aufgelöst, daß er die Meinung aussprach, er sei durch den tertiären + Issiodoromys mit den Anomaluridae verbunden. Die einzige Art, *P. caffer* Pall., ähnelt im äußeren und in der springenden Bewegung den Dipodidae, unterscheidet sich aber von ihnen sofort durch die wurzellosen $\frac{4}{4}$ Backenzähne, von denen die P so groß sind wie die M, sowie durch die Schmelzfalte, die oben eine äußere, unten eine innere ist. Die sehr kurzen Vorderbeine haben an der pentadaktylen Hand starke Krallen zum Graben ausgedehnter Gänge und Höhlen im Steppengebiet. An den hinteren Springbeinen sind Tibia und Fibula nur distal im Alter verwachsen, Talus und Calcaneus verlängert, auch haben die 4 Zehen selbständige Metatarsalia. Foramen entepicondyloideum vorhanden; desgleichen eine große Bulla mastoidea.

Die folgenden drei Gruppen, die Tullberg als **Myoidei** zusammenfaßt und die nach Ausschluß der Bathyergidae und Geomyidae den Myomorpha entsprechen, wie sie die frühere Forschung auffaßte, und auch bei O. Thomas wiederkehren, haben folgendes gemein.

Der Processus angularis geht vom unteren Rande der Alveole des Nagezahns des Unterkiefers aus, ist also sciurognath. Canalis transversus

meist vorhanden. Malleus und Incus nicht verwachsen. Foramen infraorbitale verschieden weit; Foramen lacrymale ein niedrig gelegener Spalt, Clavicula, mit Ausnahme von Lophiomys, vollständig, Scaphoid und Lunatum verschmolzen, Centrale frei, Foramen entepicondyloideum kann vorkommen, Tibia und Fibula oben und unten verwachsen. Analdrüsen fehlen meist.

Im nachfolgenden kommen diese Charaktere nicht mehr zur Sprache.

6. Tribus: **Myoxoidea** (Myoxiformes). Eine eigenartige Stellung unter den „Myomorphen", die auf eine frühe Selbständigkeit deutet, nimmt diese Kletterer umfassende, als „Bilche" bekannte Abteilung ein.

Sie erinnern in ihrer Gestalt und Gehaben einigermaßen an Eichhörnchen, besonders an Nannosciurus, unterscheiden sich aber durch den verschmälerten zugespitzten Kopf, haararme bis fast nackte Ohren, den meist zweizeilig, selten buschig behaarten Schwanz. Der zarte Schädel hat das Foramen infraorbitale verhältnismäßig hoch, aber schmal; Unterkiefer sciurognath, Processus angularis so gedreht, daß seine vordere Ecke nach innen, seine hintere nach außen sieht. Backenzähne stets mit Wurzeln, brachydonter Krone, die zu 3 Querleisten vereinigte Höcker trägt. P_4 kann so groß wie die M (Graphiurus) oder kleiner sein (Myoxus usw.) oder ganz fehlen (Platacanthomys). Tibia und Fibula verwachsen. Entsprechend der hauptsächlich frugivoren Diät, die aber animale Nahrung nicht verschmäht, fehlt einzig unter Nagern das Coecum vollständig, der Magen ist ohne eine Hornschicht, auch kann er einen drüsigen Vormagen haben (s. Fig. 177); die Zunge hat 3 Papillae circumvallatae; die vorderen Zungenbeinhörner sind dreigliederig.

1. Familie MYOXIDAE. Schläfer, auf Eurasien und Afrika beschränkt; P_4 vorhanden.

GRAPHIURUS F. Cuv. et Geoffr. ist auch dem Verhalten des Masseter nach die ursprünglichste Form. Sie ist dem äthiopischen Gebiet eigen.

Die altbekannten folgenden Genera haben nur einen kleinen P und ihr Masseter lateralis sendet eine tiefe Portion längs der Vorderseite des Jochbogens. Sie gehören sämtlich dem gemäßigten Europa an; bis Klein-Asien dehnt sich aus: MUSCARDINUS Kaup mit der einzigen, hauptsächlich Mittel-Europa bewohnenden Art: *M. avellanarius* L. Die Haselmaus ist der kleinste „Schläfer", ungefähr von der Größe einer Maus mit gleichmäßig kurzbehaartem Schwanz und gelbroter Farbe. Sie fällt in Winterschlaf in selbstgefertigtem Nest; in solchem wirft sie auch ihre Jungen. Ähnlich verhält sich GLIS Briss. (Myoxus Zimmerm.) *Gl. glis* (L.) der Siebenschläfer, die größte Art der Schläfer, mit 150 mm Kopf-Rumpflänge, zweizeilig buschig behaartem Schwanz, fein behaarten Ohren und hellgrauer Körperfarbe mit weißem Bauch. Die kleinere, östliche Art *Gl. nitedula* Pall. ist als DRYOMYS Thos. abgetrennt. ELIOMYS Wagner hat basal anliegend behaarten Schwanz mit zweizeiliger Endhälfte und die niedrigsten Zahnkronen unter den Schläfern; ist mehr in Süd-Europa und Nord-Afrika verbreitet. In Mittel-Europa bis Rußland, die südlichen Niederlande und Frankreich lebt *E. quercinus* (L.), Gartenschläfer. Kopf-Rumpflänge bis 120 mm, Oberseite rötlich graubraun, Unterseite weißlich; der Schwanz oben schwarz, unten weiß. Gleichfalls ein gefährlicher Räuber der Baumfrüchte; frißt aber daneben Insecten, Schnecken, junge Vögel u. dgl. m.

Zum Winterschlaf bezieht er eigenes Nest, ein ausgebessertes Vogelnest oder ein Baumloch.

Sämtliche Genera sind in zahlreichen Arten auch fossil aus dem Tertiär von Europa bekannt. Die meisten aus dem Miocän und jüngeren Schichten, Myoxus bereits aus dem Oligocän von Frankreich.

2. Familie: PLATACANTHOMYIDAE. P_4 fehlend; Haarkleid untermischt mit platten Borsten; Schwanz kurz mit Quaste; erinnern in ihrer Gestalt mehr an Mäuse. Die ostasiatischen Genera PLATACANTHOMYS Blyth und TYPHLOMYS M. Edw. Letzteres abweichend durch das Vorhandensein eines Coecum.

Die übrigen „Myomorphen" haben außer den obengenannten Charakteren gemein, daß ein Coecum stets vorhanden ist und daß parallel mit diesem, aus dem proximalen Teil des Dickdarms eine spiralig gewundene Schlinge (Paracoecalschlinge) hervorgeht (I, S. 295, Fig. 223); auch haben die P die ausgesprochene Tendenz, zu verschwinden.

Daneben aber lassen sich zwei Reihen auseinanderhalten, von denen die eine: die Dipodoidea, die ursprünglichere ist, mit sparsamer Vertretung in der Jetztzeit, während die andere, die wir Myoidea nennen wollen, heute ihre Blütezeit hat mit zahlreichen Arten.

7. Tribus: **Dipodoidea.** Ihr ursprünglicherer Charakter gegenüber den Myoidea äußert sich in folgendem. Wenigstens der obere P tritt noch auf, wenn er auch verkümmern kann; dem Magen fehlt die Hornschicht; Zunge mit 3 Papillae circumvallatae; vordere Hörner des Zungenbeins zweigliedrig. Die Backenzähne haben Wurzeln; auch der Masseter verhält sich ursprünglicher und der Canalis infraorbitalis ist verhältnismäßig schwach. Nach O. Thomas' Vorgang unterscheiden wir:

1. Familie: SICISTIDAE (Sminthidae). Rattenartige, kletternde Tiere, mit gleichartigen Extremitäten, an denen die Metatarsalia frei und nicht verlängert sind. $\frac{4}{3}$ Backenzähne, von denen der einzige, obere P klein, stiftförmig ist, ebenso ist der letztere M, namentlich oben sehr klein. SICISTA Gray (Sminthus Nordm.). Außer zentral-asiatischen Arten erscheint in West-Asien und Ost-Europa bis Norwegen, Dänemark und Ost-Deutschland *S. trizona* Petényi (S. subtilis Pall.?) mit schwarzem, lichtgelb gesäumtem Rückenstreifen.

2. Familie: DIPODIDAE. Hüpfende Tiere mit verschieden stark verlängerter Tibia und Fibula, die distal verschmolzen sind und mit stark verlängertem Metatarsus. P^4 klein oder fehlend, Krone der Backenzähne verhältnismäßig hoch. Sie stellen verschiedene Stufen dar der hüpfenden bis zur weiten Sprungbewegung und dem entsprechende Umbildung der Hinterextremitäten und Anpassung an die aufgerichtete Körperhaltung, die zur Verwachsung der Halswirbel mit Ausnahme des siebenten führt. Allen ist gemeinsam ein rundlicher Kopf mit großen, aufgerichteten, dünnhäutigen, faltbaren Ohren, ferner als Nacht- und Wüstentieren große Augen und Lippentasthaare (Vibrissae), die bis Körperlänge erreichen und damit zu den längsten unter Säugern gehören. Auch die Bulla mastoidea und die Bulla ossea tympani vergrößern sich progressiv bis fast ins Monströse. Der Schwanz ist lang mit Endquaste, die Hautdecke seideweich und gelblich behaart. Die Springmäuse bewohnen Steppen und Wüsten, graben mit den kleinen Vorderpfoten untiefe Höhlen und ernähren sich von Wurzeln,

oberirdischen Pflanzen und Sämereien, aber auch von Insecten und anderer animaler Nahrung.

Bei Zapus Coues (Jaculus Wagl.), der Sicista noch am nähesten steht, kommt noch $P^{\frac{4}{4}}$ vor, sind die Halswirbel nicht verwachsen, hat das Mastoid noch normale Form und Ausdehnung, sind die 5 Metatarsalia zwar verlängert, aber noch völlig selbständig mit gut entwickeltem I. und V. Finger, die den Boden noch erreichen. Zahlreiche Arten in Nord-Amerika und eine ostasiatische: *Z. setchuanus* Pous.

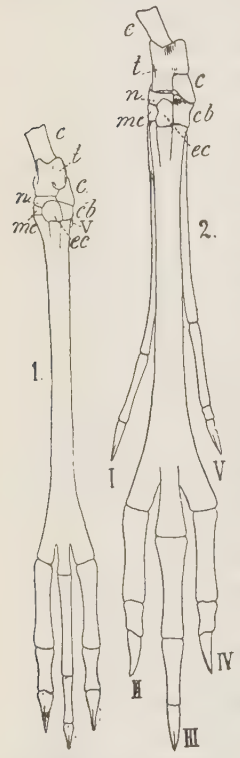


Fig. 181. 1 Linker Hinterfuß von Jaculus mit den 3 funktionierenden Zehen *II*, *III*, *IV* und dem Rest von *V*; 2 von Alactaga. Nach M. W. Lyon. *c* Calcaneus; *cb* Cuboid; *ec*, *mc* Ecto-, Mesocuneiforme; *n* Naviculare; *t* Talus; *I*—*V* 1.—5. Zehe.

Gegenüber diesem hüpfenden Zapus stehen die echten Springmäuse mit stark verlängertem Metatarsus (Fig. 181). Bei Alactaga F. Cuv. (Scirtetes Briss.) sind die Metatarsalia sämtlich frei, der I. und II. klein und verkürzt, so daß die entsprechenden Zehen I und V wie Afterzehen den Boden nicht mehr erreichen und nach hinten verlagert sind; $P^{\frac{4}{4}}$ noch vorhanden. Nördliches Asien bis Persien und mit *A. saliens* Gm. (A. jaculus Schreb.) bis zum südöstlichen Rußland. In Ägypten Scarturus Gloger mit *Sc. tetradactylus* Lichtst., wo nur noch die äußere (V.) Afterzehe von außen sichtbar ist. Die nordafrikanischen und asiatischen Springmäuse waren früher unter den Namen Dipus Gm. bekannt. Er mußte dem älteren Jaculus Erxl. weichen, der heute für die afrikanischen Arten, z. B. *J. jaculus* (L.), denen $P^{\frac{4}{4}}$ fehlt, reserviert ist. Die asiatischen Arten, bei denen $P^{\frac{4}{4}}$ noch vorkommen soll, nennt Trouessart Dipodipus. Sie sind in Süd-Rußland durch *D. nogai* (Satunin) vertreten. In Jaculus sensu lato fehlt Zehe I ganz, Zehe V ist nur noch durch einen kleinen Rest des Metatarsale V angedeutet; die Bullae tympani stoßen in der Medianlinie aneinander, die Bullae mastoidei sind monströs entwickelt.

Hierher gehört auch Euchoreutes Scl. und Pygeretmus Gloger (Platycercomys Brandt), beide zentral-asiatisch. Mit Sicherheit bestimmbare fossile Arten sind aus dem Plistocän von Europa bekannt; sie beziehen sich auf Sicista (Sminthus) und Jaculus. Über ausgestorbene Arten gehen die Ansichten auseinander. So erhebt Schlosser den von ihm beschriebenen eocänen + Eomys zu einer eigenen Unterfamilie seiner Myoidea, während Winge ihn an die Wurzel der Dipodidae stellt und Scott ihn bei den Geomyidae unterbringt.

8. Tribus: **Myoidea.** Die große Masse der Nagetiere, welche durch bekannte Formen, wie Ratte, Maus, Hamster, Lemming vertreten sind, haben als gemeinsame Merkmale, daß die Prämolaren fehlen, so daß nur $\frac{3}{3}$, selten $\frac{2}{2}$M auftreten, von denen M^1 durch Zuwachs am vorderen Ende größer als M^2 werden kann. Mit Tullberg nehmen wir als deren Ausgangspunkt einen vierhöckerigen Wurzelzahn an, wie ihn Sicista (Sminthus) hat. Durch Abnutzung werden die Schmelzhöcker zu von Schmelz umrandeten

Dentininseln abgerieben. Hierdurch entstehen also Schmelzschlingen, die entweder getrennt bleiben oder zusammenhängen; letzteres in erhöhtem Maße mit dem Grade der Abnutzung. Letzteres kann frühzeitig geschehen und trotz der Wurzeln zu weiterem Wachstum der Krone Anlaß geben; sie werden semihypselodont, was schließlich zu wurzellosen prismatischen Zähnen führt, bei denen die Kaufläche jedes Prismas von einer winkeligen Schmelzfalte umgeben ist (Fig. 169). Das Foramen infraorbitale ist spaltförmig bis dreieckig in der Wurzel des verhältnismäßig großen Proc. zygomaticus des Maxillare gelegen. Die tiefe Portion des Masseter lateralis entspringt von der Außenwand dieses Foramen, die dementsprechend verbreitert ist. Jugale klein, erreicht das Lacrymale nicht. Squamosum und Mastoid gewöhnlich, Bulla tympani nicht auffallend groß (hiervon weichen nur die Gerbillinae ab). Cardialteil des Magens mit Hornschicht. Coecum und Paracoecalschlinge vorhanden. Hand und Fuß im allgemeinen von typischer Form. Schwanz zuweilen kurz, meist dünn behaart und beschuppt. Körpergestalt dieser meist kleinen Tiere verschieden, da es unter ihnen grabende, kletternde, schwimmende und hüpfende Arten gibt, aber keine mit Flughaut. Es ist die einzige Nagerfamilie, die über die ganze Erde verbreitet ist und sich allen Klimaten und einer vielseitigen Ernährungsweise angepaßt hat. Viele unter ihnen sind durch ihre ungeheure Vermehrung gefürchtete Schädlinge der Kulturgewächse, andere, die mit großer Zähigkeit dem Menschen überallhin folgten, sind direkt oder indirekt die Verbreiter gefährlicher Krankheiten.

Die beiden ersten Familien haben engeren Zusammenhang und schließen sich näher an die Dipodoidea an und erweisen sich damit als die ursprünglicheren Arten. Bei ihnen sind die Molaren gleich oder fast gleich groß. Ihnen gegenüber stehen unsere übrigen 6 Unterfamilien, die ausgezeichnet sind durch M^1, der deutlich der größte ist. Der engere Zusammenhang dieser formenreichen Gruppe ist durch eine einigermaßen künstliche Zusammenfassung als *Muridae* zum Ausdruck gebracht worden.

1. Familie: SPALACIDAE (Rhizomyidae). Nach Winges Darlegung schließt sich an die Dipodinae als Vertreter primitiver „Myomorpha" SPALAX so eng an, daß er ihn als Unterfamilie seiner Dipodidae betrachtet. Dieser Auffassung stimmt Forsyth Major und Tullberg im Prinzip bei, nur fassen sie den Begriff der Spalacidae weiter. Ersterer legte außerdem dar, daß der Zusammenhang derselben mit seiner Familie der Nesomyidae ein inniger sei.

Danach erheben wir, wie Tullberg, beide zu parallelen Unterfamilien, die beide mit den Dipodoidea nur gemein haben einen weiten Infraorbitalkanal, starke Ausbildung des Jugale, das sich dem Lacrymale nähert, übereinstimmenden Bau der Backenzähne, die niemals erhebliche Hypselodontie erreichen.

Die Spalacidae sind Gräber, denen die P fehlen; M^1 und M^2 sind gleich groß, mit Schmelzschlingen. Von den Grabkrallen ist die des II., III. und IV. Fingers die größte. Unter ihnen gehören zu SPALAX Güldenst. maulwurfsartige Steppenbewohner, deren winziges Auge unter der Hautdecke liegt, während das Ohr auf eine Hautfalte, der Schwanz auf eine Warze reduziert ist. Der Kopf übertrifft an Umfang den Rumpf, hat eine breite, prominente, durch Knorpel gestützte Nase, die das wesentliche Grabwerkzeug zu sein scheint, da Finger und Zehen mitsamt den Krallen ver-

hältnismäßig schwach sind. Ursprünglich wurde nur eine Art *Sp. typhlus* Pall. angenommen mit einem Verbreitungsgebiet über Süd-Rußland, Ungarn, die Balkan-Halbinsel bis Ägypten. Später hat man aber, entsprechend diesen Ländern mehr als 10 Arten unterschieden, von denen z. B. *Sp. hungaricus* Nehr. in Ungarn, *Sp. dalbrogeae* Mill. in Rumänien lebt.

Das ostasiatische Genus Rhizomys Gray lebt in Hauptsache wohl oberirdisch; die kleinen Augen haben denn auch Lidspalte, die Ohren sind kurz, Hand und Fuß fallen nicht auf als Grabwerkzeuge, der kleine Daumen trägt eine Kralle, der kurze Schwanz ist fast nackt. Aber auch hier ist der Kopf sehr groß, auffallend durch die großen, bloßliegenden, oberen Nagezähne. Am bekanntesten ist *Rh. sumatrensis* Raffl. In Abessinien tritt der Verwandte Tachyoryctes Rüpp. auf.

Nicht unwahrscheinlich schließen sich hieran zwei Genera, die sehr verschiedene systematische Bewertung erfuhren, die erschwert wird durch ihre fossoriale Anpassung, die allerdings nicht so weit wie bei Spalax geht. Es ist die zentralasiatische Myotalpa Kerr. (Siphneus Brants), nach Winge ein subterraner Cricetus, und Ellobius Fisch., nach Winge ein Microtine. Die westlichste Art *E. talpinus* Pall. reicht bis Orenburg.

2. Familie: Nesomyidae. Diese Mäuse von Madagaskar, die einzigen Nager von dort, haben, wie oben gesagt, verwandtschaftliche Beziehungen zu den Spalacidae. Dies zeigt namentlich Brachyuromys F. Maj. mit seinen 3 semihypselodonten, bewurzelten Backenzähnen, alle von gleichem Muster, anfänglich mit 3 Querwülsten, die sich bald abreiben. Diesen oberirdischen Mäusen, höchstens von Rattengröße: Nesomys Pet., Brachytarsomys Günth., Eliurus M. Edw. u. a. ist ferner gemeinsam ein gut ausgebildetes Jugale, verhältnismäßig großes For. infraorbitale; Bulla tympani nicht zellig; im Gegensatz zu den Muridae 3 Papillae circumvallatae. Ohren groß, Schwanz mittellang, es kann ein Nagel am vollständigen Daumen auftreten.

3. Familie: Muridae. Wie bereits oben gesagt eine einigermaßen künstliche Zusammenfassung der mäuseartigen Rodentia, die einzelne auffallende Merkmale gemeinsam haben. Zunächst, daß der obere 1. Molar deutlich länger ist als die beiden folgenden. Anfänglich wohl, wie bei Hesperomys durch einen supplementären vordersten Höcker ohne Wurzel, der sich zu einem äußeren und inneren, wie bei Cricetus entwickelte und damit eine vordere Verlängerung, schließlich mit Wurzel erzielte. Funktionell beantwortet dieser Zahn damit dem größten Druck beim Kauen, der auf ihn ausgeübt wird. Die Backenzähne sind meist brachydonte, höckerige Wurzelzähne, können sich aber in wurzellose hypselodonte, prismatische ändern. Ferner haben sie gemeinsam nur eine mediane Papilla circumvallata.

Die Geschlechter und Arten dieser größten, kosmopolitischen Säugetierfamilie sind so zahlreich, daß nur einzelne derselben, namentlich insoweit sie Vertreter in Westeuropa haben, genannt werden können.

a) Unterfamilie: **Cricetinae.** Die Hamster haben Wurzelzähne mit Höckern mit je einer Schmelzschlinge, die in zwei Längsreihen geordnet sind, von denen oben die äußeren, unten die inneren die höchsten sind; durch Abnutzung erscheinen sie durch Querleisten verbunden. Der Form nach stimmt M_3 mit M_2 überein, nur ist er kleiner. Infraorbitalkanal

verhältnismäßig eng. Bulla ossea hohl. Foramen entepicondyloideum vorhanden; Schwanz kurz.

Der Hauptsache nach nordamerikanisch, ist paläarktisch CRICETUS Leske; plump gebaut, kurzbeinig, etwa 30 cm lang, mit kurzem dünnbehaartem Schwanz und mittelgroßen Ohren. *Cr. cricetus* (L.) (Cr. frumentarius Pall.), der Hamster. Abgesehen von dunklen und hellen Farbenspielarten, ist er meist rötlichgelb mit gelbem Schulterfleck, rotbraunem Halsband, braunschwarzer Unterseite, weißer Kehle und Füßen. In verschiedenen, von Nehring beschriebenen Rassen in Deutschland, östlich bis Ungarn und Rumänien, westlich bis Belgien reichend. Seine westliche Verbreitung ist eine wechselnde, namentlich in Nord-Frankreich, wo er aus dem Plistocän bekannt ist und überhaupt vielfach für ein glaciales, aus dem Osten eingewandertes Steppentier gehalten wird. Seine großen Backentaschen befähigen den Hamster, Getreidevorräte in seinem Bau zusammenzutragen, in dem er seinen Winterschlaf hält. Ein osteuropäischer Verwandter ist MESOCRICETUS Nehring. Der namentlich asiatische CRICETULUS M. Edw. ist durch *Cr. atticus* Nehring in Griechenland vertreten. Afrika besitzt nur MYSTROMYS Wagn.

Über 500 Arten bewohnen Amerika, wo sie die dort fehlenden Mäuse vertreten und als „Mures americanae" bekannt waren. Dies gilt namentlich für Nord-Amerika, woselbst das Landbaudepartement durch seine berühmten faunistischen Untersuchungen die zahllosen Landbauschädlinge beschrieb. Viele derselben wurden früher unter das Genus HESPEROMYS gebracht, das seitdem in die artenreichen Genera PEROMYSCUS Glog., ORYZOMYS Baird, REITHRODONTOMYS Gigl. u. a. aufgelöst wurde. Daher rührt ebenfalls der Gruppenname **Hesperomyinae** für diese hamsterartigen Mäuse. Der ebenfalls angewandte Name **Sigmodontinae** ist dem nicht minder artenreichen SIGMODON Say et Ord entlehnt. Von diesen nordamerikanischen Cricetinae verbreiten sich zahlreiche, zum Teil mit eigenen Geschlechtern wie THYLOMYS Peters, HOLOCHIRUS Brandt, ELIGMODONTIA F. Cuv. usw. über Zentral- und tropisch Süd-Amerika bis in dessen Süden.

Besondere Erwähnung verdienen unter diesen NECTOMYS Pet. und ICHTHYOMYS Thms. Ersteres Genus lebt in Brasilien und einige seiner Arten haben eine aquatile Lebensweise und dementsprechend kurze Schwimmhäute an den Hinterfüßen. Auffallender ist ICHTHYOMIS Thms. (Habrothrix Winge) für das Wasserleben und den Fang von Fischen eingerichtet [Winge].

Die Geschichte der Cricetinae reicht bis ins Eocän zurück. Sie waren damals bis ins Miocän in Frankreich durch zahlreiche Arten von + CRICETODON Lart. vertreten, wie ihre fünfhöckerigen bunodonten Zähne ausweisen. Im Oligocän in Nord-Amerika durch + EUMYS Leidy.

b) Unterfamilie: **Lophiomyinae.** Der einzige Repräsentant dieser afrikanischen Familie: LOPHIOMYS M. Edw. hat gleichfalls eine hohle Bulla, zeichnet sich aber aus durch unvollständige Clavicula, opponierbaren Hallux; Backenzähne mit spitzen Höckern in Reihen, später mit Schmelzlage überdeckt sowie durch Verknöcherung der Fascia temporalis, wodurch eine Knochenplatte zwischen Parietale und Jugale entsteht.

c) Unterfamilie: **Microtinae.** Dieser Familie, besser als *Arvicolinae* bekannt, gehören zahlreiche Formen der nördlichen Hemisphaera an, die bis Zentral-Amerika, das nördliche Indien gehen und in Europa das Küstengebiet des Mittelmeeres erreichen. Sie sind charakterisiert durch zellige

Bulla ossea, kleinen Infraorbitalkanal, tiefe Fossa pterygoidea. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt; die $\frac{3}{3}$ Backenzähne bestehen aus zwei Reihen dreieckiger, alternierender Prismen, ohne oder mit unvollständigen Wurzeln, und mit flacher, schmelzfaltiger Krone. Wir können sie mit Miller in die drei Gruppen der *Lemmi*, *Microti* und *Ellobii* verteilen.

Von diesen enthält die erste Gruppe plumpe, kurzbeinige, grabende Tiere deren breite Fußsohlen dicht und steif behaart sind unter Rückbildung der Sohlenschwielen. In den wurzellosen Backenzähnen dringen die Schmelzschleifen von außen so tief in den Zahn ein, daß sie ihn durchqueren. Am auffälligsten unterscheiden sie sich aber von den übrigen Microtinae dadurch, daß das Wurzelende des unteren I, an der lingualen Seite der Backenzähne liegt.

Von dem holarktischen Lemmus Link (Myodes Pall.) lebt der bekannte *Lemming*, *L. lemmus* (L.) im subalpinen Gebiet von Skandinavien und Finnland bis zum Weißen Meer, südlich bis Christiansand. In unbestimmten Zwischenräumen kann er sich unter günstigen meteorologischen Einflüssen so stark vermehren, daß Futtermangel seine zahllosen Scharen zu zielloser Wanderung treibt. Mehr an den Habitus der Feldmäuse erinnert der kleinere, zartere Myopus Mill. mit *M. schisticolor* Lillj. mit ähnlicher Verbreitung, aber im Waldgebiet. Der früher als zirkumpolar erachtete Dicrostonyx Glog. (Cuniculus Wagl.), der mit *D. torquatus* (Pall.) bis in Lappmarken vorkommt, ist nordrussisch und asiatisch und ebenso wie der amerikanische *D. hudsonius* (Pall.) ausschließlich arktisch. Über die Eigentümlichkeit seiner Zehenballen s. Fig. 154.

Bei den beiden übrigen Gruppen liegt das Wurzelende der unteren I auf der Außenseite der Backenzähne, reicht aber verschieden weit nach hinten. Bei dem asiatischen Ellobius Fisch. gehen die starken, nach vorn gerichteten I bis in den Proc. condyloideus hinein, an dessen Außenseite sie einen beträchtlichen „Alveolarhöcker" bilden. Er ist ein spezialisierter Gräber, im Pelz an Talpa erinnernd (*E. talpinus* Pall.).

Bei den eigentlichen *Microti* reichen die unteren I höchstens bis zur Basis des Proc. condyloideus und bilden nur bei Microtus einen deutlichen Alveolarhöcker. In Evotomys Coues (Hypudaeus Keys. u. Blas.) schließen sich im Alter die Wurzeln der Backenzähne, bei denen die Ecken der Schmelzfalten abgerundet sind; untere I kurz, ohne Alveolarhöcker. Knöcherner Gaumen endet als horizontale, zugeschärfte Platte. Diese Wühl- oder Feldmäuse unterscheiden sich äußerlich von den echten Mäusen durch plumperen Körperbau, stumpfere Schnauze, kleinere Augen und Ohren und kürzeren Schwanz. Sie sind gute Gräber aus dem borealen Teil des Holarktikums. Von den zahlreichen Arten nennen wir: *E. glareolus* Schreb. Diese in Mittel-Europa bis Asien verbreitete Waldmühlmaus lebt an Waldrändern in selbstgefertigten Nestern; liebt auch tierische Nahrung wie Insecten und junge Vögel. Rücken rostfarben. — Angepaßt an aquatiles Leben durch langen, zusammengedrückten Schwimmschwanz, schwache Schwimmhäute an den Hinterfüßen mit bewimpertem Außenrand, ist die nordamerikanische Bisamratte *Fiber* Cuv., *F. zibethicus* (L.); des kostbaren Pelzes wegen viel gejagt und neuerdings in Böhmen eingeführt, von wo sie sich schnell über die Nachbarländer ausbreitet.

Wurzellose Backenzähne und eine knöcherne Gaumenplatte, die in einer geneigten mittleren Leiste und 2 lateralen Gruben endet, haben die folgende Genera. Von diesen hat Microtus Schrank 6 Sohlenballen,

$M^{\frac{3}{3}}$ innen mit 3 eckig einwärts gebogenen Schmelzschleifen, einen Alveolarhöcker am Condylus mandibulae und 8 Mammae. Von den etwa 100 beschriebenen holarktischen Arten, die sich bis Mexiko und bis zum Mittelmeer ausdehnen, und die nicht aquatil und nicht eigentlich subterran leben, nennen wir hier nur den westeuropäischen *M. arvalis* Pall. und *M. agrestis* L., deren zahlreiche Subspezies Miller ausführlich behandelte. Namentlich erstere kann sich in sogenannten Mäusejahren ungeheuer vermehren und großen Schaden anrichten. — Im Gebiß stimmt mit Microtus überein Pitymys Mc Murtrie. *P. Savi* Sél. Süd- und Mittel-Europa, bis Holstein, Klein-Asien und im südlichen Nord-Amerika zu Hause. In $M_{\frac{1}{1}}$ sind die erste innere und äußere Triangel in weiter Verbindung. Nur 4 Mammae vorhanden und nur 5 Sohlenballen. Letzteres auch bei der amphibiotischen und subterranen Wasserratte, für die der vielfältig benutzte Name Arvicola Lac. reserviert ist. Dieses über ganz West-Europa, von England bis Asien und von den arktischen Küsten bis zum Mittelmeer reichende Geschlecht hat nur 5 deutliche Sohlenballen, 8 Mammae, kleinen Alveolarhöcker und den 3. oberen M, innen mit drei eckig eingebogenen Schmelzschleifen. Von den verschiedenen geographischen Arten ist *A. amphibius* L. von Ratten-Größe mit schwarzem Pelz, behaarter Ferse und einer Bürste steifer Haare am Fußrand, die bekannteste.

d) Unterfamilie: **Murinae.** Die $\frac{3}{3}$ Molares sind brachydonte Wurzelzähne, oben mit 3, unten mit 2 Reihen von Höckern, die durch Abnutzung eine elliptische, herzförmige oder Achter-Gestalt der Schmelzinseln bekommen, bis sie im Alter bis auf den Rand der Krone abgeschliffen werden können. Bulla tympani nicht zellig, Fossa pterygoidea meist untief, Jugale rudimentär, Jochbogen schmal, Schwanz lang, beschuppt; der wollige Pelz enthält vielfach steife, abgeplattete Grannenhaare.

Von den etwa 400 beschriebenen, über die alte Welt, südlich vom arktischen Gebiet, verbreiteten Arten, die nur in Madagaskar fehlen, und für die zahlreiche generische Namen bedacht sind — Winge hat 1924 eine alphabetische Aufzählung derselben gegeben —, können hier nur einzelne erwähnt werden. Zunächst die westeuropäischen Ratten und Mäuse die auch der Laie nach Statur und Gehaben unterscheidet und die G. S. Miller neuerdings in folgende Genera und Spezies untergebracht hat, wobei wir die zahlreichen, meist geographischen Subspezies verwahrlosen.

Charakterisiert durch 2 Höcker an der Innenseite des 1. und 2. oberen M sind: Epimys Trt. die Hausratten, mit ganzrandiger Außenseite der Schneide des oberen I; $M^{\frac{1}{1}}$ fünfwurzelig, seine Krone kürzer als die von $M^{\frac{2}{2}}$ und $M^{\frac{3}{3}}$ zusammen. Ferner Mus L., Hausmäuse. Außenseite der Schneide der oberen I deutlich tief gekerbt. $M^{\frac{1}{1}}$ dreiwurzelig, seine Krone länger als die von $M^{\frac{2}{2}}$ und $M^{\frac{3}{3}}$ zusammen. — *Epimys rattus* (L.) hat dunkelschwarzen Pelz mit wenig hellerer Unterseite; die nackten dünnhäutigen Ohren von halber Kopflänge reichen niedergedrückt bis ans Auge. Die größte Breite des Hirnschädels über die Seitenkämme gemessen gleicht der Länge der Parietalia längs diesen Kämmen. Schwanz von Körperlänge mit 260—270 Ringen. Ursprünglich über das gemäßigte Europa und Asien verbreitet, ist sie an vielen Orten selten geworden im Existenzkampf mit der lebenskräftigeren, stärkeren und vielseitigeren Wanderratte. Als braunfarbige südlichere Varietät gilt *E. r. alexandrinus* Geoffr. Beide sind durch Zutun des Menschen kosmopolitisch geworden und namentlich als direkte oder indirekte Überträger der Pest usw. gefürchtet. — *E. nor-*

vegicus Erxl. (decumanus Pall.), Wanderratte ca. ein Drittel größer, oben bräunlichgrau, mit scharf abgesetztem weißen Bauch. Schwanz kürzer als Kopf und Rumpf mit 210 Ringen. Größtes Hirnschädelmaß, wie oben gemessen, deutlich größer als die Länge der Parietalia. Ihrer ungeheuren Vermehrung: man hat berechnet, daß sie in ihrem Leben 500 Junge werfen kann, ein Pärchen also nach 10 Jahren 48 Trillionen Nachkommen erzeugt haben könnte, tut die normale Vernichtungsziffer kaum Einhalt. Dies mag ihre Wanderlust fördern, was zu ihrem Namen Wanderratte führte und zu der Legende, daß sie, laut Pallas, im Jahre 1772, aus Asien kommend, die Wolga überschritten und sich westwärts verbreitet hätte. Dahl hat historisch ihr weit früheres Vorkommen in Deutschland nachgewiesen. Auch ist sie vermutlich umgekehrt ein Einwanderer in Persien und Indien. Bekannt ist ihre heutige Verbreitung über die ganze Welt in Gesellschaft des Menschen, wodurch sie eine Plage der Menschheit geworden ist.

Das Geschlecht Mus L. in obiger Fassung enthält kleinere Tiere mit dem Typ *M. musculus* L., die Hausmaus, die ebenfalls fast ganz an die Wohnungen des Menschen gebunden ist. Auch sie wurde durch den Menschen und seine Waren kosmopolitisch. Namentlich auf einzelnen europäischen Inseln treten eigene Wildformen auf.

Durch drei Tuberkel auf der Innenseite des 1. und 2. oberen M sind charakterisiert: Apodemus Kaup mit gewöhnlichem Schwanz und nicht verkürztem Schnauzenteil des Schädels. Von diesen paläarktischen Feldmäusen hat die weiteste Verbreitung über Europa und West-Asien *A. sylvaticus* (L.), Waldmaus; oben gelblich bis rötlich mit weißlicher Unterseite, die im Winter auch in die Häuser dringt. *A. agrarius* Pall., die Brandmaus, mit schwarzem Rückenstreifen, ist östlicher und reicht westwärts nur bis Dänemark und bis an den Rhein. Micromys Dehne mit Greifschwanz, dessen Endspitze oben nackt ist, hat den Schnauzenteil des Schädels stark verkürzt. Die Zwergmaus *M. minutus* Pall. hat nur 55—75 mm Kopf-Rumpflänge, gelbliche Oberseite, Unterseite und Füße weiß. Ein geschickter Kletterer, der ein kugeliges Nest zwischen Gras- und Getreidehalmen baut und sich über das gemäßigte Europa und Asien, südlich bis Italien verbreitet.

In den Kreis von Epimys gehören die hunderte Rattenarten, namentlich der tropischen Länder der Alten Welt. In Trouessarts Katalog sind sie denn auch der Übersicht halber geographisch geordnet und Winge hat noch jüngst (1924) die zahlreichen Genera dementsprechend alphabetisch aufgezählt und zum Teil besprochen. Einzelne derselben seien hier erwähnt. Von den asiatischen nenne ich die als „Pestratte" berüchtigte Nesocia Gray (Spalacomys Pet.), mit *N. bandicota* Bechst., die als die größte Ratte gilt. Ihre M zeigen Neigung zu Hypselodontie und zur Bildung von Querlamellen. Letzteres ist auch ausgesprochen der Fall bei der luzonischen Phlaeomys Waterh., die Tullberg zu einer eigenen Unterfamilie erhebt (Fig. 182). Der javanische Pithecheirus F. Cuv. ist ausgezeichnet durch einen opponierbaren Hallux. Unter den afrikanischen Ratten unterscheiden sich Cricetomys Waterh. und Saccostomus Pet. durch das auffallend breite Gesicht und durch den Besitz von Backentaschen. Ebenfalls afrikanisch ist die Abteilung der Otomyinae von Thomas mit Otomys F. Cuv., Oreomys Heugl. u. a., deren querfaltige Molaren von den Murinae dadurch abweichen, daß der hintere bis zu 10, die beiden vorderen nur 2—4 Querlamellen besitzen. Als Dendromyinae werden

tropisch afrikanische, in niedrigem Gebüsch kletternde, mäuseartige Nager mit verlängerten mittleren Zehen zusammengefaßt. Hierher gehören Dendromys Sm., Deomys Thos. u. a.

Daß das australische Gebiet eine eigene Welt von Mäusen besitzt, kam wiederholt zur Sprache. Weiter unten werden wir die eigene Unterfamilie der Hydromyinae kennenlernen. Aber daneben treten aberrante rattenartige auf mit eigenen Geschlechtern, wie Mastacomys Thos., Leporillus Thos., Uromys Pet., Mallomys Thos. (Fig. 183) u. a., die meist über Australien und Neu-Guinea verteilt sind. Dies ist auch der Fall mit den zahlreichen Arten von Conilurus Ogilb., durch lange Hinterbeine, nach Art der Gerbillinae, zum Springen befähigt. Ferner Chiruromys Thos.

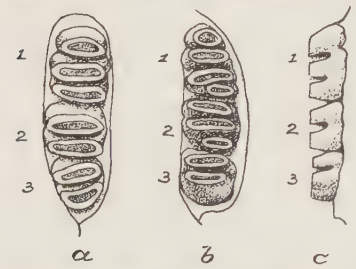


Fig 182. Phlaeomys cumingi. Die 3 Zähne des a rechten Oberkiefers, b des rechten Unterkiefers; c die des rechten Oberkiefers von innen gesehen.

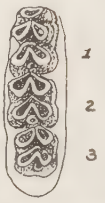


Fig. 183. Mallomys rothschildi. Die 3 Zähne des linken Unterkiefers.

e) Unterfamilie: **Gerbillinae.** An das Leben in Wüsten und Steppen angepaßte Muriden, die dementsprechend, in Analogie mit den Dipodidae, zum Teil eine aufgeblähte hohle Bulla tympanica und Bulla mastoidea mit großen äußeren Ohren und große Augen besitzen sowie häufig durch verlängerte Hinterextremitäten Sprungfähigkeit erlangten. Schwanz meist lang und behaart. Backenzähne $\frac{3}{3}$ mit vollständigen Wurzeln und Querlamellen, deren Zahl vom ersten bis dritten M von drei bis auf eine Lamelle abnimmt.

Diese als Renn- und Wüstenmäuse bekannten Tiere, die höchstens Rattengröße erreichen, sind in Afrika, Süd-Asien und vereinzelt in Süd-Ost-Europa zu Hause, wo sie gefürchtet sind als Schädlinge des Landbaus. Gerbillus Desm. verbreitet sich in zahlreichen Arten, die über verschiedene Subgenera verteilt sind, namentlich über ganz Afrika, über Süd-Asien und erreicht mit *G. meridianus* Pall. Süd-Rußland. Man hat hiervon abgetrennt Pachyuromys Lat., auffallend durch die Fettansammlung in dem dadurch wurstförmigen Schwanz. Von dem indo-afrikanischen Geschlecht Meriones Ill. dringt *M. tamaricinus* Pall. bis Süd-Rußland vor. Das tut auch Rhombomys Wagn., mit *Rh. opimus* Lichtst. Psammomys Cretsch. gehört Nord-Afrika und Palästina an.

f) Unterfamilie: **Hydromyinae.** Zoogeographisch bemerkenswerte Mäuse, da sie zur Zeit nur aus Australien, Neu-Guinea und dem Gebirgsland der Philippinen bekannt sind. Der am längsten bekannte Vertreter Hydromys Geoffr. aus Australien, Neu-Guinea und den Kei-Inseln demonstriert am besten den extremen Charakter der Backenzähne. Sie sind auf 2 reduziert; oben mit äußerst niedriger Krone, deren ursprünglich niedrige Höcker zu Jochen verbunden sind, die sich bald im langen, dreigeteilten M^{1-} zu 3 Konkavitäten abschleifen, zwischen denen sich die Schmelzfalten als schneidende Ränder erhalten. Große Hinterfüße befähigen die Tiere zum Schwimmen. Sie nähren sich von Insecten, Fischen u. dgl. Verwandt sind die terrestrischen Leptomys Thos. und Xeromys Thos., letztere

auf Australien beschränkt. Auf die Komplikation der Backenzahnwurzeln und deren weitere systematische Verwertbarkeit überhaupt hat kürzlich (1922) Wood Jones hingewiesen. In dieser Gruppe nehmen die philippinischen Geschlechter Celaenomys Thos., Chrotomys Thos. und Crunomys Thos. eine ursprüngliche Stellung ein, namentlich Crunomys, bei dem $M^{\frac{3}{3}}$ noch vorhanden, allerdings sehr klein ist. Totale Reduktion der $\frac{2}{2}$ Backenzähne auf winzige Stifte erfuhr der gleichfalls philippinische Rhynchomys Thos., dessen Schnauze nach Art der Soriciden verlängert und der Jochbogen nach hinten verschoben ist. In ähnlicher Richtung, aber nicht so weitgehend, ist Craurothrix Thos. (Echinothrix Gray) umgebildet; fraglich ist aber, ob beide zusammenhängen und nicht den Murinae angehören.

Von Simplicidentata bleiben jetzt noch verschiedene formenreiche Gruppen übrig, die das gemein haben, daß der Processus angularis des Unterkiefers von der Seitenwand des Körpers des Unterkiefers oder von dessen Alveole ausgeht. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt, Malleus und Incus sind verwachsen; die Backenzähne sind nach Gebrauch der Kaufläche schmelzfaltig und haben ursprünglich je eine äußere und innere Schmelzfalte. Ein Canalis transversus fehlt, ebenso eine Hornschicht im Magen. Stets 2 Papillae vallatae. Analdrüsen meist vorhanden. Am Penis eine Aussackung der Urethra (Sacculus urethralis [Tullberg]).

Vorstehender Definition entsprechen die *Hystricidae* Winges, die *Hystricognathi* Tullbergs. Fügen wir die Bathyergidae hinzu und schließen wir die Pedetidae von O. Thomas aus, so entsprechen sie den *Hystricomorpha* seiner revidierten Liste und der Nomenklatur Alstons und früherer Forscher.

Wir folgen Tullberg, indem wir zwei Hauptgruppen annehmen.

9. Tribus: **Bathyergoidea.** Die ausschließlich afrikanische Familie der Bathyergidae umfaßt nach Art der Maulwürfe lebende Tiere, die ähnlich wie Spalax, mit Händen, Füßen, im Notfalle selbst mit den großen Vorderzähnen graben und bohren. Die Clavicula ist gut entwickelt, Scaphoid und Lunatum getrennt, Tibia und Fibula proximal und distal verwachsen. Durch den Canalis infraorbitalis passieren nur Nerven und Blutgefäße, keine Portion des Masseter medialis, der geringer ausgebildet ist im Verhältnis zum Masseter lateralis, der sich auf die Innenwand der Orbita ausbreitet und zusammen mit dem Temporalis außerordentliches Maß erreicht. Der große Jochbogen, das kleine Auge gewähren hierfür Raum, der enorme Processus angularis (s. Fig. 160) den nötigen Ansatz. Die großen Nagezähne werden scheidenartig von der behaarten Lippenhaut umgeben. Weitere Anpassung an das Graben sind reduzierte Augen und Ohren, kurzer Schwanz, ein Daumen, der mit einer Kralle bewaffnet ist.

Hierher gehören Bathyergus Illig., Georhychus Illig., Myoscalops Thos., die sämtlich südlich der Sahara leben, und der fast nackte Heterocephalus Rüpp. aus Abessinien und Somaliland (Fig. 152).

10. + Tribus: **Hystricoidea.** Meist auf dem Boden lebende, seltener kletternde oder grabende Tiere, mit starkem Jochbogen, dessen mittlerer Teil ausschließlich durch das mehr oder weniger gerade, horizontale Jugale gebildet wird. Seine Wurzel durchbohrt ein großes Foramen infraorbitale. Tibia und Fibula sind getrennt, Scaphoid und Lunatum verschmolzen, die Clavicula häufig unvollständig. Backenzähne $P\frac{4}{4}\,M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$. Die ursprüng-

lichen Höckerzähne haben sich bei den verschiedenen Familien wiederholt durch Schmelzfaltung kompliziert.

1. Familie: HYSTRICIDAE. Kräftig gebaute Tiere der wärmeren Teile der alten Welt mit Ausnahme von Madagaskar und dem australischen Gebiet; die Rückenseite mit langen Stacheln ausgerüstet, die bei Gefahr aufgerichtet werden. Gesichtsteil des Schädels durch pneumatische Räume aufgebläht (S. 245). Clavicula unvollständig; ein freies Centrale fehlt. Schwanz mit abgestutzten Stacheln bekleidet, meist kurz. Nackte Fußsohlen und rudimentärer Daumen. Grabende, nächtliche Tiere mit schmelzfaltigen Backenzähnen mit unvollständigen Wurzeln (Fig. 171).

Die weiteste Verbreitung hat HYSTRIX L., mit kurzem Schwanz von weniger als ein Viertel Kopf-Rumpflänge mit Borsten bekleidet, die endständig mit weinglasartigen Abänderungen derselben ausgerüstet sind; Nackenmähne aus groben, langen Borsten verschieden ausgebildet. Schädel aufgebläht; 4 Sakralwirbel. Molaren neigen zur Hypselodontie, Wurzeln unvollständig.

HYSTRIX cristata L., das Stachelschwein, bewohnt Nord-Afrika und das mittlere und südliche Italien. Verschiedene Arten, wie *H. leucura* Sykes, *javanica* F. Cuv. u. a. in Süd-Asien bis Flores und Celebes; *H. africae-australis* Pet. in Afrika bis zum Kapland.

In einer zweiten Gruppe, die ATHERURA Cuv. aus Afrika und Ost-Asien sowie *Trichys* Günther von Malakka, Sumatra und Borneo enthält, ist der Schwanz von $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ Kopf-Rumpflänge; bis zur Endquaste, die aus abgeänderten Borsten besteht, ist er mit Schuppen bekleidet; nur 3 Sakralwirbel; Molaren brachydont, deutlich bewurzelt.

2. Familie: ERETHIZONTIDAE. Die amerikanischen Stachelschweine werden häufig als nahe Verwandte der altweltlichen betrachtet. Sie unterscheiden sich aber von den letzteren, die durchaus an den Boden gebunden sind, durch kletternde Lebensweise und charakterisieren sich dementsprechend durch eine behaarte, rauhe Fußsohle, lange, scharfe Krallen, meist einen Greifschwanz, vollständige Clavicula. Daneben treten aber Unterschiede anderer Art auf, die eine scharfe Scheidung verlangen, trotz der oberflächlichen Ähnlichkeit des Stachelkleides. Dahin gehören die niedrigen Extremitäten, das kleine Lacrymale, die starke Reduktion des Daumens; Wurzeln der Backenzähne vollständig, ihre Krone tief von beiden Seiten her eingefaltet. Unterkieferhälften verwachsen. Die oberen Molaren haben meist deutliche Querkämme, in den unteren sind sie mehr verschmolzen.

ERETHIZON F. Cuv. mit einer Kralle am Hallux und kurzem, breitem, starkem Schwanz; Stacheln fast unter dem Haarkleid verborgen. Von Canada bis Mexiko in mehreren Arten. Bei COENDU Lacép. (Synetheres, Cercolabes F. Cuv.), mit dichtem Stachelkleide, ist der lange Schwanz ein Greifschwanz und ist der Hallux geschwunden. Er ist ebenso wie CHAETOMYS Gray, Baumbewohner des tropischen Süd- und Zentral-Amerika, von denen nur *C. novae-hispaniae* Briss. bis San-Francisco reicht. Hier haben Frontale und Maxillare deutliche Proc. orbitales.

3. Familie: CAVIIDAE. Ausschließlich süd- und zentralamerikanische Nager von meist bedeutender Größe, so daß unter ihnen die Riesenformen der Ordnung angetroffen werden. Sie sind nach Art der Ungulaten für schnelle Fortbewegung eingerichtet und haben dementsprechend hohe Läufe mit Ausbildung von Kielen auf den Hauptgelenken, Rückbildung der Clavi-

cula, die fast bis zu deren Schwunde führen kann, einen mehr kielförmigen Thorax und schmäleres Brustbein, sowie Neigung zu Reduktion der seitlichen Zehen, namentlich am Hinterfuß. Insoweit die Digiti den Boden berühren, treten sie auf den Nagelrand auf, wodurch die Nägel hufartig werden (Subungulata), während die Zehenballen ausgedehnter verhornen. Der Schwanz ist meist kurz, und seine proximalen Wirbel haben Neigung, mit den Sakralwirbeln zu verschmelzen. Das Lacrymale ist groß; der Processus paroccipitalis vertikal nach abwärts gerichtet, die Bulla ossea hohl [Winge]. Sie zeichnen sich aus durch ein großes Coecum; die Glans penis durch ein Paar gezähnter Hornleisten, die Penistasche durch Stacheln.

Vielleicht an der Wurzel dieser einigermaßen künstlich zu einer Familie zusammengefaßten Tiere, die auch fossil nur aus Süd-Amerika, und zwar vom Miocän ab, bekannt sind, steht die Abteilung:

a) Unterfamilie: **Dinomyinae** mit dem einzigen Dinomys Pet., der nur in *D. branickii* Pet. aus Peru und dem Amazonengebiet bekannt ist. Als primitiv mag gelten der breite Thorax, mit breitem Sternum, die kaum geänderten pentadaktylen Extremitäten und der lange Schwanz.

Die übrigen hierhergehörigen Formen vereinigen wir in drei Unterfamilien, die alle Rückbildung, wenigstens von Finger und Zehe V, schmalen Thorax, schmales Sternum und rudimentären Schwanz aufweisen.

b) Unterfamilie: **Dasyproctinae**. Molaren mit Wurzeln; Hinterfuß wenigstens funktionell perissodaktyl. Coelogenys F. Cuv. Pollex klein, Hallux und Digitus V weit kleiner als die übrigen Zehen. Jochbogen aufgeblasen, umfaßt die weite, innere Backentasche (I, Fig. 51); die großen Backenzähne sind oben und unten hauptsächlich von innen gefaltet und haben Wurzeln. Durch den bekannten Paca, C. paca L., und einige verwandte Arten im tropischen Amerika vertreten. — In Dasyprocta Illig., Aguti, mit über 12 Arten und in dem naheverwandten Myoprocta Thos. mit ähnlicher Verbreitung sind die Molaren brachydont, klein; der Jochbogen von gewohntem Bau; Backentaschen fehlen; der Fuß hat nur 3 Zehen.

c) Unterfamilie: **Caviinae**. $M^{\frac{3}{3}}$ viel kürzer als die vorabgehenden Backenzähne zusammen, sämtlich wurzellos. Sie enthalten die Meerschweinchen, Cavia Pall. mit Untergattungen. Plumpe Tiere mit kurzen Ohren, kurzen Extremitäten mit nackter Unterseite der Füße. In der etwas verlängerten Hinterextremität ist Digitus I und V geschwunden; Krallen verbreitert. Schwanz geschwunden. Die Backenzahn-Reihen konvergieren stark, sind einfach gefaltet mit Zementabsatz in der Faltung. Zahlreiche über ganz Süd-Amerika verbreitete Arten. Die Haustierform *C. porcellus* L. (Cobaya Marcg.) in seinen nach Haarkleid und Färbung verschiedenen, gezüchteten Rassen, stammt nach Nehring von dem peruanischen *C. cutleri* Bennet ab, das bereits zur Inkazeit domestiziert war.

d) Unterfamilie: **Hydrochoerinae.** $M^{\frac{3}{3}}$ länger als die vorabgehenden Backenzähne zusammen; sie sind groß, wurzellos, zwischen ihren zahlreichen tiefen Querlamellen (I, Fig. 193) lagert sich Zement ab. Füße kurz, breit, vorn mit 4, hinten mit 3 Zehen mit halben Schwimmhäuten und hufartigen Nägeln. *Hydrochoerus* Briss., Wasserschwein, mit der einzigen Art *H. capybara* Erxl. an Flüssen und Seen im bewaldeten Gebiet von Guyana bis La Plata; ist mit 1 m Länge der größte recente Nager. —

Dolichotis Desm. erscheint als ein zum schnellen Laufe ausgerüstete Cavia mit großen Ohren, großen Augenwimpern; hat Gliedmaßen, in denen die proximale Hälfte des Metatarsus ventral behaart ist. *D. patagonica* Shaw und andere Arten bewohnen das Steppenland von Argentinien und Patagonien und sind wegen ihrer Ähnlichkeit mit einem Hasen als patagonischer Hase oder Mara bekannt.

4. Familie: Chinchillidae. Auf die Steppen, namentlich aber die Gebirge Süd-Amerikas beschränkte, teilweise nächtliche Nager mit verlängerten Hinterextremitäten, mit 4 bis 3 Zehen, großem Mastoid, vollständiger Clavicula, verwachsenen Unterkieferhälften, nach vorn stark konvergierenden, wurzellosen, lamellären Backenzähnen. Ihres weichen, seidenartigen Pelzes wegen werden sie gejagt. Chinchilla Benn. (Eriomys Licht.) mit pentadaktyler Hand, Fuß mit 4 Zehen und großen, gerundeten Ohren, stimmt mit *Lagidium* Meyen, bei dem der Daumen fehlt und die Ohren verlängert sind, überein in den Molaren mit 3 Lamellen und im Foramen incisivum, das gleich hinter den I liegt. Im Gegensatz hierzu liegt es bei Viscacia Schinz (Lagostomus Brooks) von den I entfernt, hat die Hand 4, der Fuß 3 Zehen, und haben die Molaren nur 2 Querlamellen.

Bezüglich der folgenden Familien gehen die Ansichten sehr auseinander. Insoweit sie südamerikanisch sind, gehören sie offenbar in die nähere oder entferntere Verwandtschaft namentlich der Caviidae; ihre Zusammenfassung zu Familien ist aber eine unsichere. Das gilt noch mehr für 2 afrikanische Familien, namentlich auch was ihren Zusammenhang mit den südamerikanischen anlangt.

5. Familie: Capromyidae. Südamerikanische Nager mit hohler Bulla tympani, geradem Processus paroccipitalis, kleinem Lacrymale; Backenzähne mit oder ohne Wurzeln und tiefer Schmelzfaltung, Pollex kann schwinden.

Am bekanntesten ist die Biberratte Myocastor Kerr (Myopotamus E. Geoffr.), ein wertvolles Pelztier, das die süßen, namentlich stillstehenden Gewässer von ganz Süd-Amerika von Süd-Brasilien an bewohnt. Die hohen Backenzähne haben Wurzeln und 4 Querlamellen. Extremitäten pentadaktyl, die Hinterfüße mit Schwimmhäuten; Schwanz lang, rund, beschuppt. *M. coypus* Mol. die einzige Art von Fischottergröße. Baumbewohnende Verwandte sind die zahlreichen Arten von Capromys Desm. von Mittel-Amerika und Cuba und die benachbarte Plagiodontia F. Cuv. von Haiti. Trotz ihres plumpen Körpers sind es geschickte Kletterer. Sie unterscheiden sich durch wurzellose Zähne und fehlenden Pollex. Ihrer wurde bereits bei den + Megalonychinae, Bd. I, S. 231, gedacht, als zoogeographisch wichtigen Tieren hinsichtlich der Frage nach der Besiedelung der westindischen Inseln.

6. Familie: Octodontidae. Schließen sich an die vorige Familie an, unterscheiden sich aber durch eine zellige Bulla tympani, unter welche der Processus paroccipitalis sich beugt; Backenzähne wurzellos oder fast wurzellos, lamellös. Der Daumen kann fehlen. Unter diesen rattenartigen südamerikanischen Nagern lassen sich 3 Gruppen unterscheiden, die auch wohl zu eigenen Subfamilien erhoben wurden. Sie gruppieren sich um die 3 genannten Genera: Echimys F. Cuv. (Loncheres Illig.), ausgezeichnet durch abgeplattete, gerillte, lanzettförmige Borstenstacheln. Ferner Octodon

Benn. aus Peru, Bolivia und Chili und dem höhlenbewohnenden Ctenomys Blainv., dessen zahlreiche Arten von Brasilien bis Patagonien und in den Kordilleren bis zur Grenze des Lebens reichen. Als echte Gräber haben sie versteckte Ohren, gedrungenen Körper, kurze Extremitäten mit Scharrkrallen, welche die Zehen an Länge übertreffen.

7. Familie: Ctenodactylidae. Afrikanische Nager, die offenbar genealogische Beziehungen zu den Octodontidae haben. Sie haben wurzellose Backenzähne, deren Querschnitt die Form einer Acht hat und von denen P^4 reduziert ist oder selbst im Alter schwindet; ein aufgeblähtes Mastoid; kurze Krallen an den nacktsohligen Füßen, versteckt unter steifen Borsten, die wie ein Besen beim Graben im Wüstensande wirken. Die hierhergehörigen Ctenodactylus Gray und Pectinator Blyth aus Nord-Afrika rechnet Tullberg trotz des verschmolzenen Malleus und Incus, der freien Fibula und der fast wurzellosen Backenzähne wegen, von denen allerdings der P reduziert ist, seinen Myomorphi zu. Petromys Sm. aus Süd-Afrika ordnet er aber den Hystricidae unter. Letzterer unterscheidet sich allerdings von den beiden vorigen durch bewurzelte Backenzähne, gut entwickelten P^4, nicht aufgeblähtes Mastoid, langen Schwanz und gewöhnliche Behaarung der Füße. Winge sieht in ihm einen ursprünglichen Vertreter der Ctenodactylinae.

8. Familie: Thrynomyidae (Aulacodidae) mit dem einzigen Genus Thrynomys Fitz. (Aulacodus Temm.), südlich der Sahara bis Natal verbreitet, wird von Winge an die Wurzel der südamerikanischen Capromyidae gestellt. Andere bringen es in die Verwandtschaft der Ctenodactylidae.

Vorgeschichte.

Die ungeheure Zahl der heutigen Rodentia, ihre universale Verbreitung — denn auch Australien, von Monodelphia sonst nur durch einzelne Fledermäuse und den Dingo bewohnt, sahen wir im Besitz zahlreicher Nager — beweisen, daß diese Ordnung heutzutage ihre Blütezeit erlebt. Trotzdem reicht ihre Vorgeschichte weit zurück, viel weiter als man z. B. nach der Spezialisation ihres Gebisses erwarten sollte.

Bezüglich dieser Vorgeschichte erhebt sich zunächst die Frage, ob wir es mit einer homogenen Gruppe der Säugetiere zu tun haben oder aber mit verschiedenen, die nur infolge von konvergenter Ausbildung uns als homogen und von monophyletischer Herkunft erscheinen. Von verschiedenen Autoren wurde denn auch die Ansicht ausgesprochen, daß die Duplicidentata und Simplicidentata durchaus verschiedenen Ursprungs seien, deren Ähnlichkeiten auf Konvergenz beruhten, so daß sie nur künstlich in eine Ordnung vereinigt wären.

Diesbezüglich sei zunächst daran erinnert, daß wiederholt zum Ausdruck kam, daß die Lagomorpha als eine in mancher Hinsicht primitivere Abteilung zu betrachten sei. Dafür sprach die höhere Zahl der Incisivi und der Backenzähne, die Art des Zahnwechsels, die Tatsache, daß das gegenseitige Verhalten der Backenzahnreihen sich anschließt an das der übrigen Säuger. Das gilt auch für das Verhalten des Processus angularis des Unterkiefers, für die Art der Kaubewegung, also gerade für die Punkte, in denen die Rodentia sich im übrigen auszeichnen vor der anderen Säugern und die Anlaß gaben zu spezialisierter Umbildung ihres Schädels.

An erster Stelle sollen daher einige Bemerkungen folgen über die Genealogie der **Lagomorpha.** Forsyth Major ist der Meinung, daß die beiden Stämme derselben, die Ochotonidae (Lagomyidae) und Leporidae bereits vom unteren Miocän ab getrennt nebeneinander gehen. An der Basis der Ochotonidae soll der oligocäne +Titanomys v. Mey. stehen, der sich bis zum Mittel-Miocän in Europa erhielt und durch +Lagopsis Dep. zum recenten Ochotona Link (Lagomys) führte. Diese Reihe ist charakterisiert durch das Fehlen von M^3.

Der untermiocäne +Prolagus Pom., der sich bis ins junge Tertiär in Südeuropa erhielt, erscheint als ein Seitenzweig.

Im Gegensatz zu +Titanomys, wo die Zähne noch bewurzelt sind, hat +Palaeolagus Leidy aus dem Oligocän Nord-Amerikas bereits seine Wurzeln verloren. Nach F. Major schließt seine Zahnstruktur an die heutigen Leporiden an, auch der Besitz von $\frac{3}{3}$ M; obwohl das Fehlen von postorbitalen Fortsätzen sowie das Zahnmuster darauf weist, daß dieser Vorläufer von Lepus weniger als letzterer von den Ochotonidae sich entfernt hat.

Weiter zurück läßt sich z. B. die Geschichte der Duplicidentata nicht verfolgen. Matthew (1907) sagt diesbezüglich, daß kein eocänes Nagetier irgendwelche Annäherung an diese Gruppe zeigt. Sie erscheint plötzlich im Oligocän bereits zahlreich und hoch spezialisiert, und zwar die Leporidae in Nord-Amerika, die Ochotonidae in Europa; beide haben sich seitdem verhältnismäßig wenig bis in die moderne Zeit verändert. Beurteilt nach der Schnelligkeit ihrer Entwicklung müssen diese beiden nahverwandten Familien im Eocän auseinander gegangen sein und die Abspaltung der Lagomorpha vom Stamme der Rodentia muß weit bis ins Cretaceum zurückgehen. Aus dem vollständigen Fehlen von verwandten Formen im Eocän von Europa, Nord- und Süd-Amerika und Afrika ist es erlaubt, anzunehmen, daß sie in keinem dieser Kontinente entstanden. Sie gehören zweifellos einem nördlichen Typus an, und Asien erscheint daher als der wahrscheinlichste Ort ihres Ursprungs.

Wir müssen also an der Hand des recenten Materials, auf anatomische Data gestützt, die genealogische Frage zu beantworten suchen, welcher Art das gegenseitige Verhältnis der Duplicidentata gegenüber den Simplicidentata sei.

Daß wesentliche Unterschiede sie trennen, wurde oben klargelegt. Merzen wir diejenigen aus, die wir als rein adaptive ansehen dürfen, so bleiben andere, die teils die Duplicidentata als tiefer stehende Nager ausweisen, teils eigener Art sind. Daneben liegen aber Übereinstimmungen vor, z. B. in der Placentation, die sich nur durch die Annahme erklären lassen, daß beide Unterordnungen näher miteinander verwandt sind, als mit irgendeiner anderen Säugetierordnung. So kommen wir zur Annahme, daß wir es bei den Rodentia mit einer monophyletischen Ordnung zu tun haben, die sich aber früh in zwei Stämme spaltete, bevor noch alle Nagermerkmale zur Ausbildung gelangt waren. Wenn sich somit nichts prinzipiell der Annahme widersetzt, daß die Simplicidentata von Duplicidentata abstammen, so konnte dies doch nicht geschehen von uns bekannten Lagomorpha. Älter als aus dem Oligocän sind uns solche nicht bekannt, während Simplicidentata bereits aus dem Unter-Eocän (Wasatch) Nord-Amerikas in +Paramys Leidy vorliegen, denen bald andere folgen, die sich an heutige Genera anschließen.

Daraus folgt einmal, daß die Fortschritte, Modernisierungen im Sinne Schlossers, seit jener entlegenen Zeit für diese Nager verhältnismäßig nur unbedeutende gewesen sind. Hieraus folgt dann weiter — was im Augenblick für uns noch wichtiger ist —, daß ihre doch immerhin in manchen Organen sehr spezialisierte Ausbildung — ich denke hierbei an die Kauorgane, die Bulla mastoidea u. a. — von noch älterer Zeit datieren muß. Damit haben wir den Ursprung der Rodentia im Mesozoicum zu suchen.

Verschiedene Formen figurierten bereits als Vorfahren der Rodentia. Schlosser und Fleischmann leiteten sie ursprünglich von Marsupialia ab. Diese Ansicht ist unhaltbar. Letzterer hat sie denn auch verlassen und Schlosser verdanken wir später den Nachweis, daß die Rodentia vermutlich auf Formen zurückgehen mit trituberkularen Oberkiefer- und tuberkulo-sektorialen Unterkiefermolaren. Dabei hielt dieser genaue Kenner fossiler Nager das Auge auf die Auffassung Copes, daß die +Tillodontia die Ahnen der Rodentia seien.

Die +Tillodontia haben uns bereits oben (S. 168) beschäftigt. Hier sei nur hervorgehoben, daß sie, seitdem nach dem Vorgange Wortmans die +Ganodonta ausgemerzt sind, ein abgeschlossenes, auf das nordamerikanische Eocän beschränktes Phylum darstellen, das uns zwar den Weg zeigen kann, den das Nagergebiß bei seiner Reduktion nahm, daß es aber übrigens wohl keinen oder nur sehr entfernten Zusammenhang mit den Nagern hat. Die gleichartige, starke Ausbildung von ein Paar Incisivi und der dadurch hervorgerufene Schwund der übrigen und der Canini bei Tillodontia und Rodentia gab Anlaß zu Copes Auffassung. Aber auch nach Gregory ist diese nicht haltbar, da im übrigen das Gebiß ebensowenig wie das Skelet irgendeinen ausgesprochenen Charakter der Rodentia aufweist. Die meißelförmige Vergrößerung der Incisivi der letzteren darf aber ebensowenig verglichen werden mit der Vergrößerung einzelner Incisivi, die bei gewissen Multituberculata angetroffen wird (S. 84). Dennoch muß diese mesozoische und alteocäne Ordnung hier genannt werden, da gegenüber Schlossers Herleitung der Nagerbackenzähne von trituberkularen, Forsyth Major, wie auf S. 256 angedeutet, für diese auf die Backenzähne der Multituberculata zurückgreift. Doch leitet Forsyth Major, ebenso wie vor ihm Scott, die Rodentia von derselben generalisierten Gruppe primitiver placentaler Mammalia, den Bunotheria ab, auf welche wir den Ursprung der Ungulata, Creodonta und Prosimiae zurückführen.

Keinen Beifall kann man der Ansicht F. Ameghinos schenken, der, wie manche andere Tiere, so auch die Rodentia von den Microbiotheriidae herleitet; von Tieren somit, die in jeder Unterkieferhälfte einen meißelförmigen Zahn trugen (vgl. S. 80). Der hierbei in Frage kommende Zweig der Microbiotheriidae, die Garzonidae, sollen nach Ameghino der Kreide, vielleicht gar dem oberen Jura angehören. Wir wissen aber jetzt, daß es sich dabei um weit jüngere Schichten, vielleicht Miocäne handelt, womit sie außerhalb unserer gegenwärtigen Erörterung fallen, ganz abgesehen davon, daß die Diprotodontie der Garzoniidae nach ganz anderer Richtung weist.

H. Winge endlich weist auf die Übereinstimmung niederster Nager und Insectivora und meint, daß die Vorfahren ersterer ursprünglichen Insectivoren am ähnlichsten gewesen sein werden. Wir kennen aber derzeit noch keinen Nager, dessen Tympanicum noch ringförmig ist oder an dessen Umwandung der Trommelhöhle das Alisphenoid sich beteiligt, es sei denn, daß bei +Paramys noch ein ringförmiges Tympanicum auftrat.

Aus den niedersten Merkmalen der Nager, die sie gemein haben mit primitiven Säugern, entwirft Winge ein Bild der Urnager, das allerdings viele Anklänge bietet mit Insectivora. Er weist dabei vorsichtig auf Formen wie +Apatemys und +Mixodectes.

Damit kommen wir auf die eocäne nordamerikanische Familie der +Mixodectidae, worin Cope 1883 +Mixodectes Cope, +Microsyops Leidy und +Coryphodontomys Cope vereinigte und als Primaten auffaßte. Matthew (1897) sprach dann die Ansicht aus, daß +Mixodectes vermutlich ein durchaus primitiver Nager sei. Osborn schuf daraus (1902) die Unterordnung der +Proglires, um anzudeuten, daß die genannten Genera sich den Rodentia nähern durch fortgesetzte Verlängerung der medianen I, während der laterale früh reduziert wird und schwindet; C wird klein; die beiden vorderen P schwinden, P_3 wird klein, P_4 allmählich molariform. Untere M mit engem Trigonid, früh reduziertem Paraconid, breitem Talonid und schmalem Hypoconulid, mit Ausnahme von M_3. Obere M trituberkular. Diesen +Proglires wurden dann weiterhin die mitteleocänen +Apatemyidae, ebenfalls aus Nord-Amerika, angegliedert. Aber Osborn wies bereits daraufhin, daß die Persistenz der C, das Fehlen von Diastemata, das Fehlen einer Andeutung antero-posteriorer Bewegung des Unterkiefers gegen Verwandtschaft mit

Fig. 184. Mixodectes pungens Cope. Linker Unterkiefer, der mediane Incisivus ist teilweise disloziert. Nach H. F. Osborn. $^1/_1$.

Rodentia spricht. Auch Matthew kam 1909 zum Schluß, daß die +Mixodectidae, auch trotz der Ähnlichkeit im Astragalus, keine ancestralen Nager, sondern aberrante Insectivoren seien. Ebensowenig kann Gregory in den oberen Molaren etwas finden, was zu vergleichen wäre mit dem, was der älteste bekannte wirkliche Nager +Paramys Leidy aufweist. Die unteren Molaren waren normal tuberkulo-sektorial ohne die Hypertrophie und Verschiebung nach innen des antero-internen Höckers oder die Reduktion des Protoconid und Asymmetrie des Talonid, die charakteristisch sind für die primitiven Rodentia. Matthew bringt denn auch später (1915) die Proglires abermals unter die Insectivora, unter denen sie eine an Rodentia erinnernde Unterordnung bilden könnten, jedoch mit unleugbaren Beziehungen zu den Prosimiern. Auch für Stehlin, Schlosser u. a. ist die Stellung dieser Fossilen eine unsichere; letzterer weist den +Apatemyidae einen Platz unter den Prosimiae an. Vergleiche im übrigen das bei den Insectivora hierüber Gesagte (S. 124).

Aus dieser Betrachtung geht jedenfalls hervor, daß der weit zurückliegende Ursprung der Rodentia bei niedrig stehenden Monodelphia lag, die am ehesten den Insectivora anzureihen sind.

Auch der anatomische Bau der Nager weist darauf hin, daß sie ein sehr alter Stamm sind, der, dank der Kleinheit des Körpers und dessen Anpassungsfähigkeit an alle möglichen Lebensverhältnisse, sich enorm ausbreitete über die Erde. Hierbei wurden die Tiere unterstützt durch ihr Nagevermögen, das ihnen zahlreiche Wege öffnete zur Erlangung von Nahrung, Wohnung und Schutz, die anderen Säugern verschlossen waren, andererseits aber in ganz charakteristischer Weise ihren Bau änderte. Dies war bereits seit langem erworben, noch länger angelegt; trotzdem erlebten sie erst vom späteren Tertiär ab bis heute ihre Blütezeit. Gegenüber den ungeheuren Massen, die heute die Erde bevölkern, treten die alttertiären Formen ganz zurück.

Gerade die ältesten sind aber wichtig, insofern sie primitiveren Bau verraten. Hier kann nur weniges über sie ausgesagt werden, namentlich über solche, die sich mit anderen zu ausgestorbenen Familien vereinigen lassen. Es gilt dann weiter zu suchen, welches ihre Beziehungen zu heutigen Nagern

Fig. 185. Paramys delicatus Leidy, nat. Gr. Nach Matthew.

sind. Offenbare Verwandte der letzteren, die sich ihnen ungezwungen anreihen lassen, fanden bereits oben am Schlusse der Familien Erwähnung.

Auf S. 294 wurde angedeutet, wie wir uns die Genealogie der Rodentia vorstellen können von dem Zeitpunkt ab, daß unzweifelhafte fossile Reste von ihnen vorliegen. Diese schließen sich an die ursprünglichsten heutigen Rodentia, die Haplodontidae in weiterem Sinne an. Als ältester Rest gilt +Paramys Leidy aus dem Unter- bis Ober-Eocän (Fig. 185), der mit anderen bis ins obere Oligocän reichenden nordamerikanischen Genera wie +Sciuravus Marsh, + Ischyromys Leidy, +Prosciurus Matth. u. a. die Familie der +Ischyromyidae bildet. Sollte +Plesiarctomys Bravard, aus dem Eocän Frankreichs, auch hierher gehören, so wäre die Familie auch in Europa vertreten. Sie hatte $I\frac{1}{1}$ $C\frac{0}{0}$ $P\frac{2}{1}$ $M\frac{3}{3}$, Backenzähne mit Wurzeln und kurzer Krone, in der die ursprünglichen Spitzen zu Höckern oder Jochen sich umbildeten. Der Masseter ging nicht durch den engen Infraorbitalkanal [Winge]; Tibia und Fibula getrennt. Vielleicht war bei +Paramys das Tympanicum noch ringförmig; dies Genus war überhaupt das ursprünglichste, die übrigen späteren haben bereits ein schüsselförmiges Tympanicum und lophodonte Zähne. Der ursprüngliche Zustand mit 3 äußeren Spitzen hat sich noch erhalten in dem jüngeren, ober-oligocänen nordamerikanischen

+Allomys Marsh (Meniscomys Cope) und dem benachbarten +Mylagaulodon, die im Oligocän von Europa durch +Sciurodon Schloss. vertreten sind. Diese 3 werden gemeinhin direkt den Haplodontidae zugerechnet. Diese beiden eocänen Familien haben z. B. durch +Prosciurus direkte Anknüpfungspunkte an Sciurus, aber, nach Winge, daneben Beziehungen zu den ursprünglicheren Simplicidentaten überhaupt. Die Ansichten gehen aber auseinander, in welcher Weise das geschah.

Ehe wir aber hierauf näher eingehen, sei zunächst der ausgestorbenen Familie der +Mylagaulidae gedacht, die in den Formenkreis der Haplodontoidea gehört und sich direkt an die +Ischyromyidae anschließt. Sie ist durchaus nordamerikanisch und reicht vom mittleren Miocän bis zum Pliocän. Von letzteren weicht der Schädel nur in der auffallenden Breite des Hirnschädels, der Spannweite des schweren Jochbogens und der Breite der Proc. supraorbitales ab, was alles auf Grabfunktion weist. P_3 ist geschwunden, P_4 ein gewaltiger schmelzfaltiger Zahn. Bald nach seinem Durchbruch fällt M^1 aus, M^2 und M^3 nach längerem Gebrauch. Bei +Ceratogaulus Matth. tragen die Nasalia ein Paar verwachsener großer Fortsätze, welche +C. rhinocerus Matth. das Ansehen eines Miniatur-Rhinoceros geben. Daneben gibt es einen hornlosen Typus wie +Mylagaulus Cope. Matthew weist auf die Möglichkeit, daß es sich hierbei um Geschlechtsunterschiede handele. Und wenn es auch wahr ist, daß Nager sonst nicht solche weitgehende Geschlechtsunterschiede entfalten, sagt Matthew mit Recht, daß eben auch keine anderen Nager Hörner tragen.

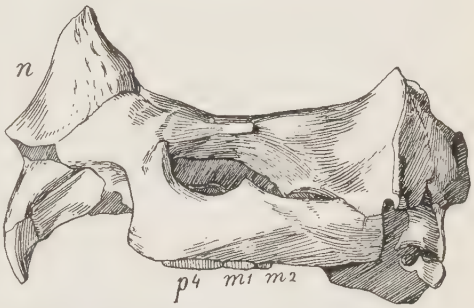


Fig. 186. Ceratogaulus rhinocerus Matth., nat. Gr. Nach Matthew. *n* zu einem Horn veränderte Nasalia.

Unseren recenten Familien folgend, kämen nach den Haplodontoidea die Sciuroidea an die Reihe. Diesbezüglich wurde soeben auf ihren genetischen Zusammenhang mit dem Formenkreis, dem + Allomys u. a. angehören, hingewiesen.

Die Castoroidea kamen bereits auf S. 275 zur Sprache, was ihre Genealogie vom Oligocän ab angeht. So auch die Geomyidae, die wir auf S. 277 bis auf den eocänen Protoptychus Scott zurückverfolgten, der dadurch auffiel, daß er trotz seiner entfernten Vergangenheit bereits genug modernisiert und spezialisiert ist, um im Besitz einer mastoiden Bulla, nach Art der Heteromyidae, zu sein.

Ausführlichere Besprechungen erheischen die Anomaluroidea. Über deren Vorgeschichte gehen eben, wie oben bereits angedeutet, die Auffassungen weit auseinander. So ordnet Winge, und Schlosser ist ebenfalls dieser Ansicht, die 2 folgenden alteuropäischen Familien den Anomaluridae unter. Zunächst die +Pseudosciuridae. Darunter werden die oligocänen, europäischen Nager +Pseudosciurus Hensel und +Sciuroides Maj. zusammengefaßt, die insofern bereits modernisiert sind, als der Masseter durch den weiten Infraorbitalkanal geht und $P\frac{4}{4}$ noch vorhanden ist, so daß

die Zahnformel bereits lautet $\frac{1.\ 0.\ 1.\ 3}{1.\ 0.\ 1.\ 3}$. Backenzähne brachydont, bunodont oder lophodont, mehrwurzelig. Von amerikanischen Forschern werden sie zu den Haplodontidae gebracht, und Osborn rechnet sie zu den neu entdeckten nordafrikanischen +Phiomys Osb. und den obereocänen europäischen +Eomys Schlosser (S. 280), den Schlosser zusammen mit +Gymnoptychus Leidy, aus dem nordamerikanischen Oligocän, den Myoidea unterordnet, während Winge ihn, zusammen mit dem obengenannten +Phiomys, zu den Dipodidae, als Vorläufer von Sicista, bringt.

Noch weiter gehen die Ansichten auseinander bezüglich der 2. Familie, die wir mit Winge und Schlosser zu den Anomaluridae rechnen. Es sind die Theridomyidae, mit den mitteleocänen bis oligocänen europäischen Genera +Trechomys Lartet, +Theridomys Jourd., +Issiodoromys Croiz. und Archaeomys Laiz. et Parieu u. a. Diese Familie wird nämlich von Osborn u. a. an die Wurzel der Hystricoidea gestellt, während Schlosser +Issiodoromys zu den Caviidae bringt. Winge hingegen läßt durch +Issiodoromys den südafrikanischen Pedetes mit den Anomaluridae verbunden sein (S. 277).

Mit letztgenannter Andeutung bezüglich der Genealogie der Hystricoidea müssen wir uns zur Zeit begnügen. Wir erinnern uns dabei, daß heute die Alte Welt von 3 Familien, den Hystricidae und den afrikanischen Thrynomyidae und Ctenodactylidae, bewohnt wird. Von den Vorfahren der beiden letzteren ist uns mit Sicherheit nichts bekannt. Auf anatomische Gründe hin stellte Winge die Thrynomyidae hypothetisch an die Wurzel der südamerikanischen Capromyidae. Auch die Hystricidae lassen sich, und zwar in Europa, nicht weiter zurückverfolgen als bis ins Oligocän.

Die große Masse der Hystricoidea ist aber südamerikanisch. Diese kamen hier denn auch zur Ausbildung. Die außerordentlich reiche Nagetier-Fauna des Miocäns von Santa Cruz besteht denn auch nach Scott ausschließlich aus Hystricoidea, im Gegensatz zu der modernen Fauna derselben Gegend, in welcher Myoidea vorherrschen, die wie sämtliche nicht hystricomorphe Nager des heutigen Süd-Amerikas aus Nord-Amerika stammen, von woher deren Vorfahren frühestens gegen das Ende des Miocän einwanderten, dem Zeitpunkt der Vermischung der Säugetiere beider Kontinente [Scott]. Die Santa Cruz Rodentia gehören zwar alle ausgestorbenen Genera an, diese lassen sich aber den sämtlichen heutigen Familien und Unterfamilien einordnen. Einzig die Dinomyinae und Dasyproctinae fehlen. Diese fossilen Genera, von denen Scott nicht weniger als 20 aufzählt, sind naturgemäß primitiver als die recenten und einzelne stehen offenbar im Verhältnis von Vorfahre und Nachkomme. So stammt vermutlich Viscacia von +Prolagostomus Amegh., Dolichotis von +Schistomys Amegh., Erethizon und Coendu von +Steiromys Amegh. ab. Auf der anderen Seite sind im Santa Cruz die verschiedenen Familien weniger scharf geschieden als sie dies heute sind. Nach Scott herrschte größere Übereinstimmung im Skelet und Gebiß. Sie konvergieren eben nach einem einheitlichen Ursprung, der aber in älteren Schichten verborgen liegt.

Auch aus den Höhlen Brasiliens, namentlich aber aus der jungtertiären Pampasformation Argentiniens kennt man zahlreiche Formen, die sich den dortigen heutigen Hystricomorphen mehr oder weniger eng anschließen, namentlich aus der Familie der Caviidae und Chinchillidae, die auch jetzt

noch die Riesen der Ordnung enthalten. Die ausgestorbenen Verwandten erreichten aber zum Teil weit bedeutendere Größe. Darunter ragt +Megamys Laurill., der sich Lagostomus näherte und Hippopotamusgröße erreichte, hervor. Winge bringt ihn in die Verwandtschaft von Dinomys, ebenso wie ähnliche Riesenformen, die als +Amblyrhiza Cope, +Elasmodontomys Anthony u. a. aus dem Plistocän der Westindischen Inseln bekannt gemacht sind.

Diese kursorische Übersicht führt uns zum eingangs memorierten Schlusse Winges, daß die Rodentia im Cretaceum aus „Insectivora" ihren Ursprung nahmen, eine Ansicht, der auch Abel huldigt. Vielleicht ist es noch vorsichtiger, wie Gregory es in seinem Stammbaum der Mammalia tut (1910), sie aus kretazeischer Monodelphia in unmittelbarer Nähe des Ursprungs des Stammes der Insectivora herzuleiten.

Zu ähnlichem, wenig befriedigendem Resultate führt auch die Frage nach der Genealogie der übrigen heutigen Familien der Rodentia. Viele derselben erscheinen ungefähr vom Miocän ab in ungefähr gleicher allgemeiner geographischer Verbreitung wie heute. Dabei kann allerdings das Verbreitungsgebiet der einzelnen Arten ausgedehnter sein als in der Jetztzeit. So legte Nehring dar, daß im Diluvium das gegenwärtige asiatische und osteuropäische Steppengebiet sich weiter westwärts ausdehnte, wofür charakteristische Steppentiere, darunter Nager, wie Alactaga saliens und Citellus den Beweis liefern.

Die der Familie der Muridae zugerechneten Cricetinae reichen dagegen bis ins Eocän zurück (S. 283). Auch von den Hydromyinae (S. 287) dürfen wir eine lange Vorgeschichte annehmen. Der Teil des Stammes der Muridae, der heute in voller Blüte steht, ist offenbar jüngeren Ursprungs, namentlich was die eigentlichen Murinae anlangt. Ebenso wie von den Gerbillinae sind höchstens pliocäne Reste aus Europa bekannt. Das gilt auch für die holarktischen Microtinae. Der heutzutage subarktische Lemmus verbreitete sich in der Eiszeit über einen bedeutenden Teil von Mitteleuropa. Allein schon die Tatsache, daß die Murinae und Gerbillinae im australischen Gebiet durch verschiedene, teilweise sehr spezialisierte Geschlechter vertreten sind, beweist ihr weit höheres Alter. Für die Cricetinae steht dies fest. Wir konnten dieselben auf S. 283 bis ins Eocän zurückverfolgen.

X. Ordnung: Carnivora.

Vier wohlbekannte Tiere: Hund, Katze, Bär und Seehund geben ein gutes Bild der Verschiedenheiten nach Körperbau, Nahrungsweise und Gemütsart, die innerhalb der Säugergruppe auftreten, die auch der Laie als Raubtiere leicht zusammenfaßt. Für den Zoologen stößt aber eine scharfe diagnostische Zusammenfassung der Carnivora auf Schwierigkeiten, da die Kombination verschiedener Charaktere den Mangel an einzelnen wichtigen, allgemeinen Merkmalen ersetzen muß. In der recenten Tierwelt unterscheiden wir zwei große Gruppen: die terrestren Carnivora fissipedia und die durchaus aquatilen C. pinnipedia. Letztere bieten erhebliche Verschiedenheiten von ersteren dar, die hauptsächlich durch

die Anpassung an die Lebensweise im Wasser zu erklären sind. Sie machen eine getrennte Besprechung wünschenswert, obwohl die wichtigsten Charaktere beiden Carnivorenabteilungen gemein sind. Sie würden folgende Diagnose an die Hand geben:

Unguikulat, meist carnivor; Gebiß heterodont, diphyodont mit ursprünglich $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ Wurzelzähnen, die anfänglich tuberkulo-sektorial, quadrituberkular oder multituberkular sind. Clavicula rudimentär oder fehlend. Pollex und Hallux niemals opponierbar. Scaphoid, Lunatum und Centrale carpi verschmolzen. Mit oder ohne Foramen entepicondyloideum. Trochanter tertius fehlt. Nur ausnahmsweise ein Orbitalring. Unterkiefergelenk mit ausschließlich ginglymischer Winkelbewegung. Processus angularis des Unterkiefers nicht eingebogen. Knöcherner Gaumen vollständig. Fossa pterygoidea fehlt meist ganz. Hemisphären gut entwickelt, mit 3—4 konzentrischen Bogenfurchen um die Fissura Sylvii. Die Landformen makrosmatisch. Testes extraabdominal. Uterus bicornis oder duplex. Placenta zonal, deciduat. Zitzen abdominal.

Eine dritte Abteilung, die † Creodonta, ist nur fossil bekannt und darf als die Stammgruppe betrachtet werden, aus welcher sich die heutigen Carnivora entwickelten (s. u.).

I. Unterordnung: Carnivora Fissipedia.

(Ferae L.)

Diese terrestren Raubtiere sind meist sarkophag, seltener omnivor oder phytophag. Die Größe ihres ebenmäßig ausgebildeten Körpers liegt zwischen der des Wiesels und des Löwen; die Mehrzahl erreicht jedoch nur die Größe eines mäßigen Hundes. Gewandtheit der Bewegungen, Mut, Schärfe der Sinne macht aber die von lebender Beute lebenden Arten zu gefährlichen Gegnern. Nur vereinzelt überragt das Männchen das Weibchen bedeutend an Größe.

Ein Haarkleid fehlt niemals, es kann aber äußerst kurz und glatt, oder lang und wollig sein mit Stichel- und Wollhaaren. Es bietet nur selten Anklänge an ursprüngliche Zustände. So treten bei jungen Exemplaren von Katze und Hund die Haare des Rückens noch in der Dreizahl auf. Dieser vorübergehende Zustand macht aber der Vereinigung zu Haarbündeln Platz. Dies ist die allgemein vorkommende Art der Haaranordnung bei Carnivora [de Meijere]. Häufig tritt ein durch Dicke auffallendes Mittelhaar auf, das auch wohl isoliert stehen kann. Ohne auf die wirkliche Bedeutung der Haare zu achten, unterscheidet man seit langem im Carnivorenpelz neben dichtstehenden Wollhaaren die hervorragenden Stichel- oder Grannenhaare. Deren Dichtheit, Stärke und Glanz macht den Pelz vieler Arten zu einem begehrten Handelsartikel. Außerdem treten die in Bd. I, S. 13 genannten Borsten- oder Leithaare auf.

Fleckige oder streifige Zeichnung kommt häufig vor. Sekundäre Geschlechtscharaktere äußern sich nur selten im Haarkleide, wie die Mähne des Löwen. Wie bei anderen nordischen oder alpinen Säugern tritt auch unter Carnivora beim Eisfuchs (Alopex [Canis] lagopus) und Hermelin (Putorius erminea) die Erscheinung auf, daß der Pelz in der kalten Jahres-

zeit eine weiße Farbe annimmt. Dies beruht auf einem vollständigen Wechsel der Haare, wie er in nördlicheren Gegenden der Mehrzahl der Säuger zukommt. Das winterweiße Kleid trägt der Hermelin in südlicher Gegend nur 4 Monate lang, im hohen Norden aber fast 9 Monate. Die größere Dichtheit des Winterpelzes fand G. Schwalbe nicht durch größere Haarzahl veranlaßt, sondern durch größere Dicke und Länge der einzelnen Haare. Die Oberlippen tragen meist lange Tasthaare mit größerem perifollikulärem Blutsinus. Weitere Vibrissae finden sich am Kinn, zwischen den Kieferhälften, über und hinter dem Auge (I, Fig. 135). Ihre Ausbildung ist nach Pocock namentlich bei guten, agilen Kletterern, eine gute; auch nächtliche Lebensweise scheint sie zu fördern; bei Ursidae z. B. treten sie ganz zurück. Hier und da, z. B. bei Viverridae, treten auch carpale Vibrissae auf.

Alveoläre und tubulöse Drüsen kommen allgemein vor und sind als Regel an die Haarfollikel gebunden. Sie fehlen auch der Katze und dem Hunde nicht, wie häufig behauptet wird. Beim nackten Hunde (Canis familiaris caraibaeus) können sie selbst sehr groß werden. Im allgemeinen ist aber ihre Ausbildung beim Hunde nicht bedeutend. Auf dieser hierdurch bedingten geringen Perspiration und dadurch beschränkten Wärmeabgabe mag gerade die beim Hund auffallende Gewohnheit beschleunigter Respiration bei erhöhter Temperatur oder erhöhter Wärmeproduktion durch Bewegung beruhen. Ausgiebigere und häufigere Durchlüftung der Lunge besorgt hier die Wärmeabgabe, die sonst durch die Haut geschieht.

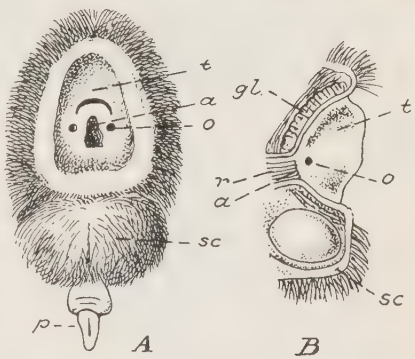


Fig. 187. A Ventralansicht der Analgegend von Atilax paludinosus. Nach Pocock. B im Medianschnitt. *a* Anus; *gl* Drüse der Analtasche; *o* Öffnung der Analdrüse; *p* Penis; *r* Rectum; *sc* Scrotum; *t* Analtasche.

In konglobierter Form treten Drüsen zunächst als Analdrüsen[1]) (Analsäcke, Glandulae anales, Bursae ani) auf (I, Fig. 20, S. 34). Es sind Hauteinstülpungen, deren Wand meist unbehaart ist und die zahlreiche große, alveoläre und tubulöse Drüsen, seltener nur eine Art, in verschiedener Anordnung enthält. Diese ergießen ihr Sekret in die zentrale Höhle des Sackes, welche mit einfacher oder kanalartig verengerter Öffnung jederseits an der Grenze der behaarten Haut und des Enddarmes ausmündet. Seltener tritt mehr als ein Paar auf (Herpestes) oder Verschiebung eines Paares unter die Schwanzwurzel (Meles). Eine Muskelschicht, der Hautmuskulatur angehörig, umgibt den Sack und befähigt ihn zuweilen, das stinkende Sekret zur Verteidigung meterweit auszuspritzen, was den südamerikanischen Conepatus, den nordamerikanischen Mephitis, den orientalischen Helictis, den malayischen Mydaus, die afrikanische Mellivora zu gefürchteten Tieren macht und ihnen den Namen Stinktier, Stinkdachs

1) Überflüssig zu sagen, daß hiermit nicht zu verwechseln sind die weit verbreiteten alveolären und tubulösen Drüsen, die sich natürlich auch am After, ebensogut wie sonst in der Haut finden, hier aber häufig groß werden und auch wohl Anal- oder Zirkumanaldrüsen genannt werden.

usw. eintrug. Dieselbe Eigenschaft, wenn auch in viel geringerem Maße, gab in unserer Fauna Anlaß, die Iltisse und Wiesel Putorius und Foetorius zu taufen. Bei geringerer Entwicklung, wie bei Katze und Hund, welch letzterem Analdrüsen zuweilen abgesprochen wurden, dienen sie, da sie stets beiden Geschlechtern zukommen, wohl zu gegenseitigem Erkennen, wie die Hunde täglich beweisen, wenn sie einander beriechen.

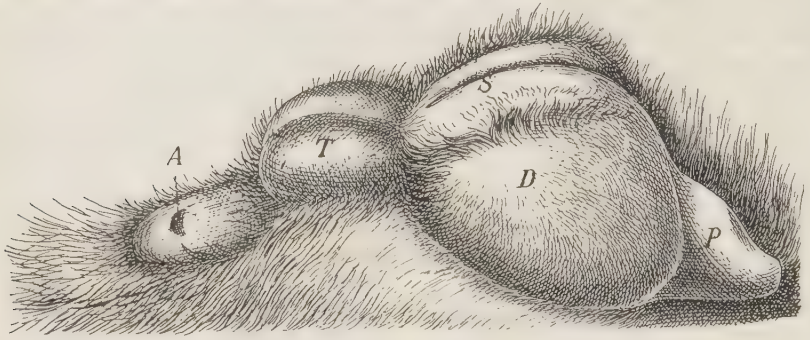


Fig. 188. Civettictis civetta. *A* Anus; *D* Zibethindrüse; *P* Penis; *S* ihr Spalt; *T* Scrotum. Von der Seite. Nach J. Chatin.

Hiervon unabhängig ist die Einrichtung der Herpestinae und Cryptoproctinae, wobei der Anus in einer umfangreichen drüsenreichen, rundlichen, zirkumanalen Tasche ausmündet, deren nackte Haut nach außen schaut (Fig. 186).

In Beziehung zum Geschlechtsapparat stehen bei Viverrinae und Galidictinae drüsige Präskrotal- auch wohl Perinealorgane, die durch Chatin und neuerdings namentlich durch Brinkmann untersucht sind. Sie liegen zwischen Präputialöffnung und Scrotum; bei Paradoxurus als umfangreiches Drüsenfeld, das beim Männchen durch die Raphe penis und perinei, beim Weibchen durch letztere und die Vulva in 2 Hälften geteilt ist. Vergrößerte alveoläre und tubulöse Drüsen münden auf diesem Felde aus vermittelst Haarfollikel, die allmählich ihre Haare verlieren und sich zu Cisternen ausweiten. Bei Arctitis senkt sich bereits die Mitte des Drüsenfeldes in die Tiefe. Ausgedehnter geschieht dies bei Viverricula und Genetta, was schließlich zum Zibetorgan von Civettictis (Viverra) führt. Hier gibt ein postpenialer oder postvaginaler Längsspalt Zugang zu einer zentralen Höhle, in welche jederseits 2 Cisternen ausmünden, die das Zentrum je einer Drüsenhälfte bilden. In der Wand dieser Cisternen öffnen sich zahl-

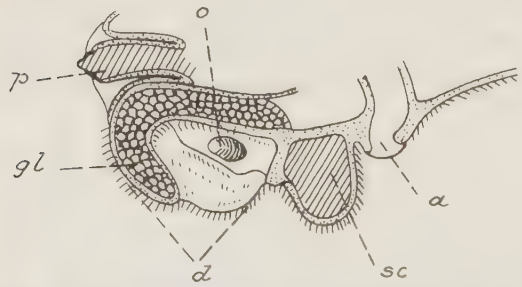


Fig. 189. Schematischer Längsschnitt durch die Präskrotaldrüse und Umgebung von Civettictis civetta. Nach Allen. *a* Anus mit Analöffnung; *d* Zibethindrüse; *gl* ihre durchschnittene Drüsenmasse; *o* deren Hauptöffnung in die Tasche; *p* Penis; *sc* Scrotum.

reiche Sammelzisternen, durch welche zahlreiche vergrößerte tubulöse und alveoläre Drüsen ihr Sekret ergießen, das als starkriechende, mehr oder weniger teigige Masse (Zibet, Viverreum) durch Ausstülpung des Apparates entfernt wird. Einzig unter Carnivora ist eine bei Nandinia vor der Geschlechtsöffnung beider Geschlechter liegende Drüsenmasse (Prägenitalorgan), die auf einem fast haarlosen Drüsenfeld durch einen medianen Längsspalt ausmündet. Ganz anderer Art ist die „Violdrüse", die beim Fuchs und nächsten Verwandten auf der dorsalen Schwanzwurzel auftritt und auch beim Wolf in letzten Resten noch vorkommt.

Die Milchdrüsen liegen stets abdominal, damit auch die Zitzen, deren Zahl höchstens 6—7 Paar beträgt, wie bei Cuon, während die Mehrzahl der Hunde höchstens 5 Paar hat. Die Feliden haben meist 3 Paar, die Hauskatze 4 Paar, der Dachs 2 Paar abdominaler und 1 Paar inguinaler; nur 1 Paar bei Galidia, Potos (Cercoleptes), Lutra und Verwandten.

Die Nagelphalangen tragen stumpfe oder spitze Krallen. In letzterem Falle

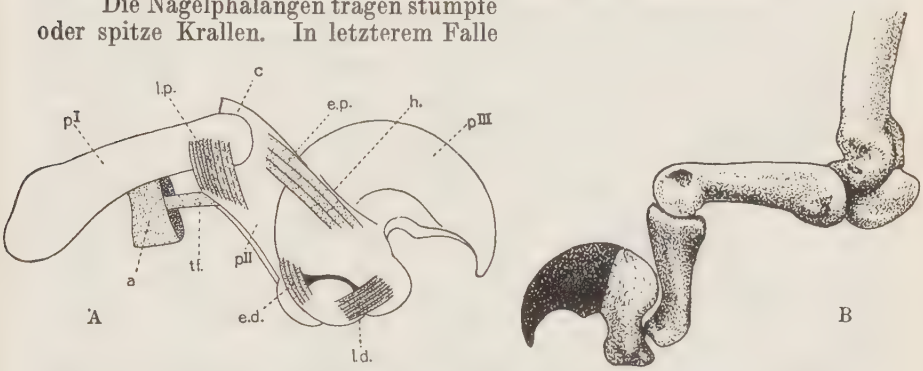


Fig. 190. A Vierte Zehe des rechten Fußes vom Tiger mit zurückgeklapptem Krallenglied. Nach H. Virchow. *a* Ligament, annulare; *c* Sehnenkappe, mit welcher die Sehne des Ext. longus endigt; *ed* distal entspringendes unpaares elastisches Band; *ep* laterales, proximal entspringendes elastisches Band; *h* Ansatzlinie der Haut an die Krallenphalanx; *ld* laterales Seitenband der Articulatio interphalangea *II*; *lp* laterales Seitenband der Artic. interphalangea *I*; *tf* Sehne des Flexor brevis. B Knochen derselben Zehe in natürlicher Haltung bei dorsalwärts rotierter Nagelphalanx [vgl. Fig. 194].

können zur Schonung derselben die Nagelphalangen unter die Hautdecke zurückgezogen werden durch Rotation derselben gegen die Dorsalseite der 2. Phalanx (Fig. 190). Dies geschieht automatisch durch ein paariges und ein unpaares elastisches Band. Das Wiederherausstrecken der Kralle aus der Hautdecke, also die Plantarflexion der Nagelphalangen besorgt die Kontraktion der Musculi flexores digitorum communes longi. Dieser Krallenapparat, der sich namentlich bei den Felidae in charakteristischer Weise spezialisiert hat, ist neuerdings wieder durch H. Virchow auf seinen Mechanismus hin untersucht worden. Seine Unabhängigkeit von der Stützfunktion des Gliedes fordert die Ausbildung eines starken Sohlenpolsters, das dem Fuß gestattet, seine Stützpunkte auf dem Ende des Metatarsus und auf dem 2. Interphalangealgelenk zu finden.

Der Schädel (I, Fig. 42) ist entweder langgestreckt, namentlich in seinem Gesichtsteil, und alsdann mit einem Scheitelkamm versehen, oder aber er ist kurz und rundlich, welchen im Falle der Sagittalkamm meistens fehlt. Die Ausbildung des letzteren steht in Verbindung mit der Ausbildung

des Musculus temporalis. Diese ist an und für sich, namentlich im Vergleich mit dem gleichfalls kräftigen Musc. masseter, mehr noch mit den Musculi pterygoidei, eine bedeutende. Letztere Muskeln, damit auch die Fossa pterygoidea, die übrigens ganz fehlen kann, treten zurück, da die Bewegung der Kiefer eine ganz einseitig ginglymische ist, entsprechend dem Bau des Kiefergelenkes. In dem Maße, als viel gefordert wird von der einfachen Auf- und Niederbewegung des Unterkiefers, ist auch der Musc. temporalis sehr stark. Damit paart sich, namentlich bei langen, schlanken Schädeln — offenbar die ursprüngliche Schädelform —, vielfach ein Sagittalkamm für den Ursprung dieses Muskels; bei kurzen, rundlichen Schädeln dagegen große Weite der Jochbogen, die bei allen Carnivora gut ausgebildet sind, sowie bedeutende Tiefe der Temporalgrube. Letztere ist stets in weiter Kommunikation mit der Orbita. Nur bei einzelnen Herpestinae kommt ein Orbitalring zustande; bei anderen wird dies eingeleitet durch einen Processus postorbitales der Stirn- und Jochbeine, die sehnig verbunden sind. Wieder bei anderen, z. B. Felidae, sind selbst die Processus postorbitales der Frontalia kurz oder fehlen ganz. Der knöcherne Gaumen ist vollständig verknöchert. Er reicht wenigstens bis zum Ende der Zahnreihe, zuweilen selbst viel weiter wie bei Procyonidae, Ursidae, Mustelidae. Foramen opticum, Foramen sphenorbitale, ovale, rotundum, lacerum anterius und posterius, stylomastoideum, condyloideum treten selbständig auf. Nach den Darlegungen von Turner, Flower, Winge und van Kampen erscheint das Tympanicum und seine Umgebung von großer systematischer Bedeutung[1]). Das Tympanicum bewegt sich in zwei Richtungen. Sein primitiver ringförmiger Zustand bleibt bei der einen Abteilung der Fissipedia: den Herpestoidea Winge (Ailuroidea Flower) mehr oder weniger bestehen. Es erscheint als ein verschieden breiter Halbring, der nur den Anfang eines knöchernen, äußeren Gehörganges bildet und nur ganz unvollständig die Trommelhöhle abschließen hilft. Dieser Abschluß blieb im übrigen häutig und knorpelig bei den fossilen +Creodonta, und wird noch so bei Nandinia angetroffen; es sei denn, daß man der Ansicht huldigt, daß es sich im letzteren Falle um eine Reduktionserscheinung handele. Sonst aber wird bei den Herpestoidea von einem besonderen Knochenkerne aus, der in einem knorpelig präformierten, kaudalgelegenen Entotympanicum (I, S. 75) entsteht, eine Bulla ossea gebildet, die somit ein selbständiges Os bullae darstellt. Wo dies mit dem Tympanicum zusammentrifft, bilden beide eine vorspringende Kante, die

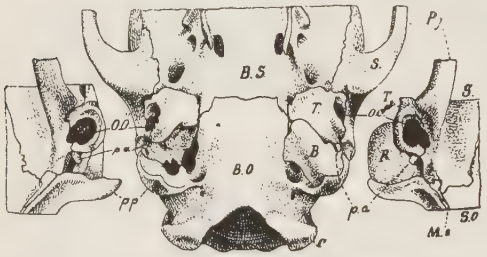


Fig. 191. Hinteres Ende des Schädels von Paradoxurus musanga. Jederseits ist die tympanale Gegend von der betreffenden Seite dargestellt; links nach Wegnahme der Bulla ossea (Entotympanicum). *B* Bulla ossea; *BO* Basioccipitale; *BS* Basisphenoid; *C* Condylus; *Ms* Mastoid; *OÖ* Ohröffnung; *pa* Processus postauditivus (posttympanicus); *Pj* Processus jugalis; *pp* Proc. paroccipitalis; *S* Squamosum; *So* Supraoccipitale; *T* Tympanicum.

1) Dem neuesten Autor auf diesem Gebiete, R. J. Pocock, blieb wegen Unkenntnis der Literatur der Bau der Bulla auditiva verborgen, woraus unrichtige Beurteilung seiner Vorgänger und vermeintliche Entdeckung bekannter Tatsachen folgte.

eine Scheidewand von verschiedener Höhe formt. Hierdurch wird die Trommelhöhle in 2 Abteilungen zerlegt: eine äußere, vordere, durch das Tympanicum gebildete, in welche die Tuba Eustachii ausmündet und von welcher der Meatus auditivus externus ausgeht, und eine innere, hintere vom Os bullae umwandete, die blasig aufgetrieben sein kann oder wie bei den Hyaenidae nur klein ist (Fig. 192).

Bei allen übrigen recenten Carnivora Fissipedia, also der Abteilung der Arctoidea Winge (Arcto-Cyonidae Flower), galt bis vor kurzem die Lehre, daß das Tympanicum groß, schüsselförmig sei und allein die Außenwand der Trommelhöhle bilde, die gleichfalls, z. B. bei Megalotis (Canis) zerda, bis ins Enorme zu einer großen Bulla auditiva aufgetrieben sein kann. Die neueren Untersuchungen von v. Kampen und van der Klaauw haben aber auch hier Beteiligung des Entotympanicum nachgewiesen. Letzterer fand neuerdings (1924) bei Meles ein stark reduziertes Entotympanicum, nachdem bereits Flower vom Hunde angegeben hatte, daß seine Bulla aus einem äußeren tympanalen und einem inneren knorpeligen Teile entstehe. In letzterem bildet sich aber, nach späteren Untersuchungen, kein eigener entotympanaler Knochen, sondern die Verknöcherung geht vom Tympanicum

Fig. 192. Querschnitt durch die Bulla ossea und Umgebung 1 von Felis, 2 von Chrysocyon, 3 von Ursus, 4 von Putorius. Nach van Kampen. *bo* Basioccipitale; *cc* Canalis caroticus. Der tympanale Teil der Bulla ist schwarz gehalten, der entotympanale quergestrichelt. Petrosum punktiert. Squamosum kreuzweise gestrichelt.

aus. Letzterem gehört denn auch das Septum, das namentlich bei Chrysocyon jubatum stark ausgebildet ist, ausschließlich an, ist also nicht homolog dem tympano-entotympanalen Septum der Herpestoidea. Gleiches gilt wohl für das Septum in der Trommelhöhle der Ursidae, sowie für das von Winge entdeckte tympanale Septum von Helictis. Diese Septa fallen in die Kategorie der Leisten und Kämme von verschiedener Höhe, die auch bei Ungulaten auftreten und unter Carnivora, namentlich bei Mustelidae, vorkommen. Sie können die Bulla zu einer gekammerten machen, was schließlich zu dem zelligen Bau eines Teiles der Wand der Bulla bei Mustela, Putorius und Verwandten führt. Diese schwammige Struktur kann mit den Zellen des Mastoid in Zusammenhang stehen. Solcher Zusammenhang kann auch bei dünn- und glattwandiger Bulla, wie bei Mephitis u. a., bestehen.

Gegenüber dem Verhalten des Tympanicum treten andere, gleichfalls in der Systematik verwendete Erscheinungen an der Basis cranii an Bedeutung zurück. Ihre Bedeutung ist aber nicht zu verkennen wegen ihrer Beständigkeit und da sie dem Einfluß von Anpassung nur geringfügig unterworfen sein können. Es sind dies zunächst der Canalis caroticus. Die Carotis interna durchbohrt nicht mehr, wie bei Marsupialia, das Basi-

sphenoid, sondern tritt durch das Foramen lacerum anterius in die Schädelhöhle. Auf dem Wege dahin durchzieht sie die Paukenhöhle. Sie verläuft dabei längs der Innenwand der Bulla in einer Rinne, die bei Felidae durch das Basioccipitale zu einem Kanal geschlossen wird. Es kann aber auch bei einer Rinne bleiben (Paradoxurus, Viverra z. B.), oder der Carotiskanal wird ausschließlich durch den tympanalen Teil der Bulla auditiva geliefert, wie bei Herpestinae und Canidae. Sein Eingang liegt gleich vor oder im Foramen lacerum posterius. Im systematischen Teil werden wir diesen Verlauf, wie er bei den Arctoidea angetroffen wird, lang nennen gegenüber dem kurzen Verlauf, wenn die Carotis durch die Bulla (Felidae, Hyaenidae) oder nur neben ihr in einer Furche, auch wohl entgegengesetzt durch einen kurzen Kanal im Petrosum zieht (Viverridae). Ferner ist der Canalis alisphenoideus für die Arteria maxillaris interna der Carotis externa zu nennen. Unter den Herpestoidea hat ihn nur die Mehrzahl der Viverridae, unter den Arctoidea die Ursidae und Canidae. Groß ist aber seine Bedeutung nicht, wegen seines unregelmäßigen Auftretens, so fehlt er den Procyonidae mit Ausnahme von Aelurus. Der Processus paroccipitalis ist entweder ganz gesondert und entfernt von der Bulla (Ursidae) oder wenigstens frei von ihr wenn auch klein (Mehrzahl der Mustelidae). Bei Canidae ist er wenigstens lateral komprimiert und berührt die Bulla höchstens, entsprechend ihrer geringen Ausdehnung. Nur wo diese exzessiv groß wird wie bei Canis zerda, schließt er sich ihr eng an nach Art der Herpestoidea. Bei diesen schmiegt er sich mehr oder weniger blattförmig, bei den Felidae oft nur angedeutet der großen Bulla an. Auch der Proc. mastoideus, gut ausgebildet bei Mustelidae und Ursidae, schwach bei Canidae, zeigt sich weniger selbständig bei starker Aufblähung der Bulla. Auffallend ist seine Ausbildung bei †Machaerodontinae, wo er fast den Proc. postglenoideus erreicht, wodurch ein falscher äußerer Gehörgang entsteht [v. Kampen].

Das Orificium tubae Eustachii liegt im allgemeinen zwischen Tympanicum und Alisphenoid, kann aber bei Mustelidae durch die nach vorn verlängerte Bulla versteckt werden.

Der Unterkiefer hat, entsprechend der Stärke des Musculus temporalis einen hohen Processus coronoideus; der Processus angularis ist gewöhnlich klein, spitz endend und etwas einwärts gebogen. Ausnahmsweise ist er kräftiger und nicht eingebogen wie bei Ailurus, Cryptoprocta und Ursus. Zum Fang der lebenden Beute und weiteren Verarbeitung derselben, wobei es in erster Linie Zerschneiden von Fleisch und Knochen gilt, ist eine feste Verbindung des Unterkiefers mit dem Schädel und einfache Scharnierbewegung nötig. Diese wird erzielt durch eine von vorn nach hinten tief konkave, transversal gerichtete lange Fossa glenoidea, in welche die halbzylindrische Walze des Condylus mandibulae derart paßt, daß sie sich bei manchen mazerierten Schädeln (Meles z. B.) nur mit Gewalt daraus entfernen läßt (I, Fig. 69, II). Die Längsachsen der beiderseitigen Kiefergelenke sind rein quergerichtet, so daß sie sich nicht, wie bei den Insectivora, vorn schneiden. Hinter der Fossa glenoidea tritt ein, zuweilen sehr hoher Processus und in der Regel ein Foramen postglenoideum auf.

Vom Hyoidbogen sei vermerkt, daß ein Tympanohyale stets vorhanden ist, daß es sich zusammen mit dem Entotympanicum und dem Mastoid an der Umwandung des Foramen stylomastoideum beteiligen kann, daß es aber auch in verkürztem Zustand in die Bulla eingesenkt oder gar von seiner Umgebung, wie bei Mustelidae, nicht mehr unterscheidbar sein kann. Die

knorpelige Befestigung des Stylohyale an den Schädel deutet dann aber seinen Platz an (I, S. 72).

Die Wirbelsäule, die eingehendes Studium durch v. Stromer (1902) erfuhr, hat bei den Felidae 13 Dorsal- und 7 Lendenwirbel, was auch die gewöhnliche Zahl für die Canidae ist. Bei anderen Gruppen herrscht weniger Regelmaß, doch wird nie mehr als 16 + 6 (Mephitis) erreicht und wohl nicht weniger als 14 + 4 (Mellivora) oder gar nur 13 + 4 (Aeluropus nach Gervais). Sakralwirbel sind fast stets 3 vorhanden, ausnahmsweise werden 2 (Proteles, Crossarchus) oder bis 6 angegeben. Abgesehen von den Bären und von Mydaus und Verwandten, deren Schwanz nur 9—11 Wirbel ent-

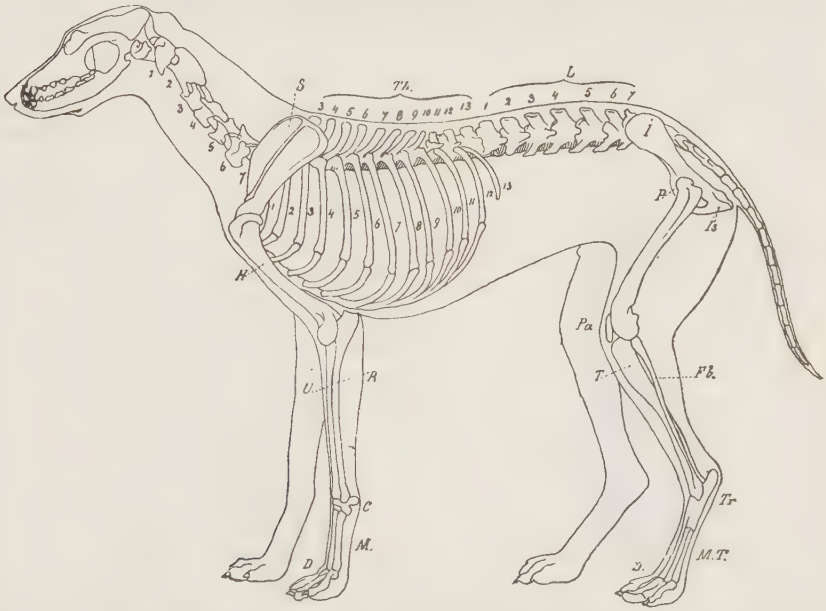


Fig. 193. Skelet eines Hundes in den Körperumriß eingezeichnet. Nach Ellenberger und Baum modifiziert. *C* Carpus; *D* Digiti; *F* Femur; *Fb* Fibula; *H* Humerus; *I* Ilium; *Is* Ischium; *L* 1—7 die 7 Lendenwirbel; *M* Metacarpus; *MT* Metatarsus; *P* Pubis; *Pa* Patella; *R* Radius; *S* Scapula; *T* Tibia; *Th* 3—13 die Thorakalwirbel, von denen die beiden ersten hinter dem Schulterblatt liegen. Davor 1—7 die Halswirbel; *Tr* Tarsus; *U* Ulna; 1—13 Rippen.

hält, ist derselbe sonst stets gut entwickelt und kann bei Arctitis bis 34 Wirbel haben. Bei der Mehrzahl der recenten ebenso wie bei den eocänen Raubtieren lautet nach v. Stromer die herrschende Zahl der Wirbelsäule 7 Hals-, 13 Brust-, 7 Lenden-, 3 Sakral- und mindestens 20 Schwanzwirbel. Auffallend sind bei verschiedenen Rassen von Hauskatzen die Difformitäten der Schwanzwirbel. Bei der Rasse von der Insel Man schwinden sie bis auf 3; ähnliche Verkürzung hat auch bei der malayischen Rasse statt, häufiger noch winkelige Torsion derselben. Ausnahmsweise wird der Schwanz ein Greifschwanz, bei Potos (Cercoleptes) caudivolvulus und Arctitis.

Die Clavicula ist bei Felidae noch am besten entwickelt, aber auch hier ist sie ein rudimentärer Knochen, der weder Sternum noch Acromion erreicht, sondern zwischen Muskeln verborgen in einem Sterno-acromial-Band

liegt. Auch bei Potos (Cercoleptes) ist sie noch ziemlich entwickelt, bei anderen fehlt sie ganz. Dem Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum bei Ursidae (in der Regel), Canidae, Hyaenidae; bei Mustelidae kann es auftreten, häufiger noch bei Viverridae — hier wird es bei Cryptoprocta selbst sehr groß. Vorhanden ist es, wenn auch klein, bei recenten Felidae. Diesem übrigens primitiven Merkmal kommt, wegen der Unregelmäßigkeit im Auftreten, kein taxonomischer Wert von großer Bedeutung zu.

Während die Ursidae, Procyonidae und Mustelidae plantigrad oder wenigstens semiplantigrad sind, mit 5 Fingern und 5 Zehen, mit einziger Ausnahme von Galeriscus Jacksoni Thms. mit nur 4 Fingern und 4 Zehen, besteht bei den Viverridae bereits die Tendenz, Mittelhand und Mittelfuß aufzurichten. Dementsprechend verlieren diese teilweise bereits ihre nackte Sohlenfläche und wird diese in verschiedenem Grade behaart. Auch kann mit Semidigitigradie die normale Finger- und Zehenzahl V—V, V—IV, endlich IV—IV werden; der Hallux, schließlich auch der Pollex kann also verschwinden, wie dies bei Suricata tetradactyla der Fall ist. Zur schnelleren Fortbewegung wird endlich Mittelhand und Mittelfuß ganz aufgerichtet, rundum behaart, der Gang digitigrad, wie bei den schnell laufenden Canidae und den springenden Felidae. Damit geht gepaart der

Fig. 194. Sohlenfläche der Hand eines Haushundes. Nach Ellenbreger und Baum. *a* Carpal-, *b* Sohlen-, c_1 bis c_5 Fingerballen.

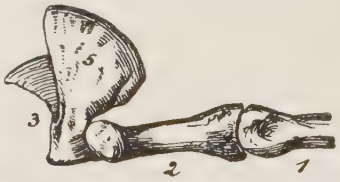


Fig. 195. 1., 2. und 3. Phalange vom 3. Finger des Löwen; *4* knöcherne Grundlage der Kralle; *5* Knochenlamelle, welche die Krallenbasis bedeckt.

Verlust des Hallux, von dem nur ein Rudiment bleibt, zum Ansatz des Musculus tibialis anticus, mit Ausnahme einzelner Rassen des Haushundes, bei denen selbst noch 2 Phalangen auftreten können. Diese Hypertrophie einer Kulturform wird noch auffälliger durch Verdoppelung des Hallux „Hubertuszehe" bei manchen Hunden, namentlich beim Dachshund. Auch in der Vorderextremität tritt Verkürzung des Pollex ein, so daß er den Boden nicht mehr erreicht und bei Lycaon unter den Canidae ganz wegfällt. Auch die Hyaenidae haben nur noch ein rudimentäres Metacarpale I und Metatarsale I.

Ursprünglich war wohl Hand und Fuß pentadaktyl, mit Überwiegen von Digitus III. Meist aber ist die Anordnung so, daß III und IV gleichlang sind und prominieren. Dann folgen die subequalen Digiti II und V., Pollex und Hallux sind stets die kürzesten, niemals opponierbar, auch fehlt jede Andeutung davon, was hervorgehoben sei im Hinblick auf die Ansicht mancher Autoren, daß die Carnivora von insectivoren arboricolen Vorfahren

abstammen sollten. Häufig sind die Digiti basal durch Spannhäute verbunden, die behaart sein können (Lutra, Latax). Bei aquatilen Formen vergrößern sie sich zu Schwimmhäuten. Da sie bei vielen Carnivora die stärkeren und prominenteren Digiti III und IV, z. B. beim Hunde, enger verbinden und eine durch Hand und Fuß konstruierte Symmetrieebene zwischen sie fällt, spricht Boas von einer Artiodactylie des Carnivorenfußes. Sie kann die einander zugekehrten Seiten der mittleren Krallen beeinflussen und dieselben asymmetrisch machen. Diese „Artiodactylie" tritt jedenfalls bei ausgesprochenen Gräbern zurück zugunsten eines Überwiegens der 3 mittleren, stark bekrallten Finger.

Mit arboricoler Lebensweise verbindet sich häufig größere Spannweite der interdigitalen Spannhäute, sowie schärfere Krallen. Vielleicht erklärt sich aus dieser Lebensweise, wo nicht aus der sich mit ihr koordinierenden Plantigradie, die außerordentliche Ausbildung des radialen Sesamoids (Praehallux) bei Aeluropus, geringer bei Ailurus und Ursidae, sowie die eines tibialen Sesamoids bei diesen.

Im ursprünglichen Zustand hatten Hand- und Fußsohle, außer den endständigen Zehenballen, 4 Sohlenballen, die dem Ende des 1., 2. und 5. Metacarpale und Metatarsale, sowie vereinigt dem 3. und 4. entsprechen. Sie können in der modifizierten Hand und Fuß verschiedentlich verschmelzen ebenso wie die beiden carpalen und tarsalen Ballen.

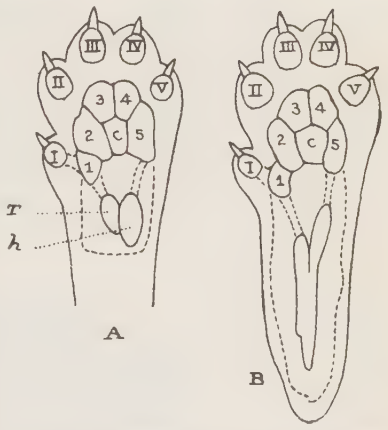


Fig. 196. Diagramm: A der palmaren Sohlenfläche der Hand, B der plantaren des Fußes der Carnivora. *I, II, III, IV, V* Zehenballen; *1, 2, 3, 4, 5* die interdigitalen Sohlenballen; *C* centrale Depression; *h* hypothenarer, *T* thenarer Sohlenballen. Die gestrichelte Linie gibt den metacarpalen, respektive metatarsalen Sohlenballe an.

Die Nagelphalangen sind stets seitlich komprimiert und bei hoher Ausbildung der Hornkralle mit einer basalen Knochenscheide des Nagelbettes versehen (Fig. 195). Bei Felidae mit scharf zugespitzten Krallen werden dieselben vor Abnutzung dadurch geschützt, daß sie zurückgezogen werden durch Rotation der Nagelphalanx (S. 303). Diese Hyperextension kann, wenn auch in viel geringerem Maße, auch bei Viverridae vorkommen. Nur bei aquatilen Formen kann Reduktion der Krallen eintreten, namentlich bei Lutra (Amblonyx) cinerea Ill. In der Handwurzel sind Scaphoid und Lunatum stets zum Scapho-Lunatum verschmolzen. Dieser Verlust der Selbständigkeit datiert von den +Creodonta her, unter denen nur ganz vereinzelt, z. B. bei +Hyaenodon, bereits Verschmelzung eintrat. Ein selbständiges Os centrale fehlt den erwachsenen Tieren, da es mit dem Scapho-Lunatum verschmilzt. Zuweilen tritt obengenannter radialer Randknochen auf, der mit dem Scaphoid oder mit dem Trapezium oder mit beiden artikuliert. Ligamentös kann er sich mit dem Metacarpale verbinden und damit gleichfalls dem M. abductor pollicis zum Ansatz dienen. Die Fußwurzel bietet nichts Abweichendes; dem Femur fehlt ein Trochanter tertius.

Am makrosmatischen Gehirn sind die Hemisphären, die teilweise das Cerebellum bedecken, auffällig charakterisiert durch 3 oder 4 Bogenfurchen, die bogig übereinander liegen und von denen die unterste die tiefe Fissura Sylvii umzieht (I, S. 160). Vom Innenrande jeder Hemisphärenhälfte

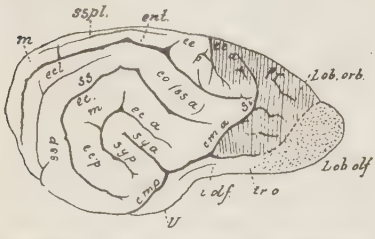


Fig. 197. Rechte Großhirn-Hemisphäre des Haushundes. Nach Ellenberger und Baum. *cea*, *cep* Gyrus centralis anterior und posterior; zwischen beiden liegt die Fiss. cruciata; *cma*, *cmp* Gyrus compositus anterior und posterior; *co* (*ssa*) G. coronalis (suprasylvius anterior); *eca*, *ecm*, *ecp* Sulcus ectosylvius anterior, medius, posterior; *i. olf* Sulcus intraolfactorius; *L. olf* Lobus olfactorius, punktiert; *L. orb* Lobus orbitalis gestrichelt; *Pr* Prorea; *Si* Gyrus sigmoideus; *ss*, *ssa*, *ssp* Gyrus suprasylvius anterior, medius, posterior; *sya*, *syp* Gyrus sylvius um die Fissura Sylvii; *tr. o* Tractus olfactorius; *U* Uncus (Lobus pyriformis). Neben dieser Nomenklatur vgl. die in Bd. I, S. 160 angewandte.

zieht eine deutliche Furche: Fissura cruciata, die vielleicht der Fissura centralis entspricht, nach abwärts und außen und begrenzt den Stirnlappen von hinten. Das Gehirn ist ausgesprochen makrosmatisch.

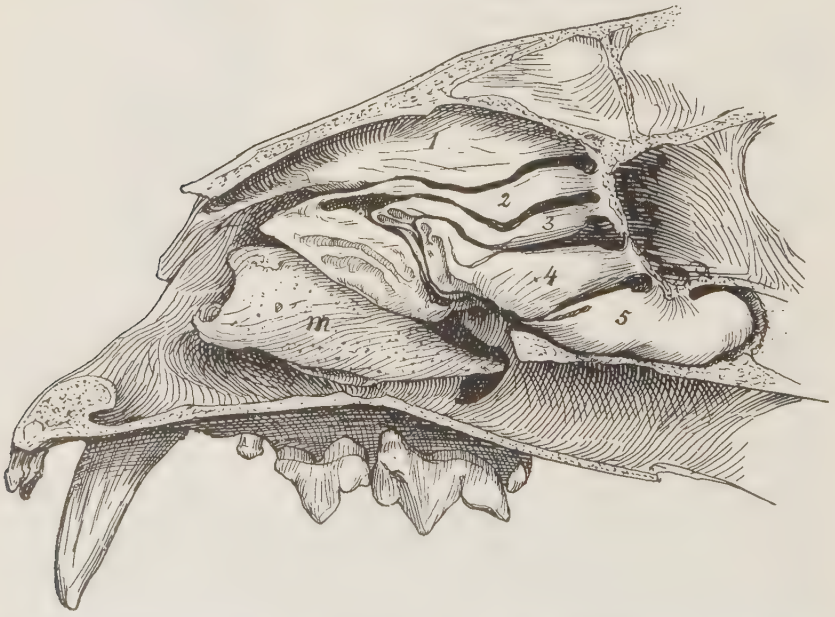


Fig. 198. Längsschnitt durch die Nasenhöhle von Felis (Panthera) pardus. *m* Maxilloturbinale; *1* Nasoturbinale; *2—5* die medianen Ethmoturbinalia. $^1/_1$.

Alle Sinnesorgane sind gut ausgebildet. In erster Linie das Geruchsorgan, das nach Paulli bezüglich Siebbein und Endoturbinalia den Insectivora sehr eng sich anschließt. Es hat vier Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten bei den Herpestoidea (Aeluroidea) und bei den Canidae, während bei den übrigen eine Vermehrung der Riechwülste auf 6 oder 7 eingetreten

ist. Das Maxilloturbinale ist in seiner ursprünglichen Form doppelt gewunden (I, S. 211). Es behält diese Form bei oder es ist ästig. Hiernach will Zuckerkandl die Raubtiere in zwei Gruppen verteilen. Ausführlicher hat dies Cope getan. Danach erhalten wir die Epimycteri, mit gewundenem Maxilloturbinale, das klein ist, jedenfalls das Nasoturbinale und den 2. Riechwulst nicht von der vorderen Nasenöffnung ausschließt (Fig. 198). Diesen Zustand haben die Herpestoidea (Aeluroidea); er findet sich, wenn auch vereinzelt, auch bei primitiveren Formen der Arctoidea (Arcto-Cynoidae). Damit wird die Grenze abgeschwächt, die sonst gestatten würde, diese als Hypomycteri zusammenzufassen wegen des Besitzes eines ästigen Maxilloturbinale von solcher Größe, daß es das Nasoturbinale und den 2. Riechwulst von der vorderen Nasenöffnung ausschließt. Diesen Zustand finden wir in maximo bei den Seehunden (I, Fig. 161). Ein Sinus maxillaris fehlt nie. Pneumatizität erstreckt sich ferner in das Frontale und Basisphenoid und kann bei großen Formen auch weitere Ausdehnung erhalten.

Das stets gut entwickelte Auge besitzt — soweit bisher untersucht — in hohem Maße das Phänomen des sogenannten Leuchtens. Dies beruht auf der Anwesenheit eines Tapetum lucidum cellulosum, das durch epithelartig angeordnete Zellen mit lichtbrechenden Stäbchen im Hintergrunde des Auges, nach außen von den pigmentlosen Tapetalzellen der Retina gebildet wird. Nach E. Murr (1927) entsteht es erst postfötal. Der Musculus choanoideus oder Retractor oculi ist in mehrere Portionen gespalten. Die Pupille ist meist spaltförmig.

Bezüglich des Gehörorgans wurde die Trommelhöhle bereits besprochen. Der knöcherne äußere Gehörgang wurde früher taxonomisch verwertet; er eignet sich aber kaum hierzu. Allerdings ist er bei den Herpestoidea meist kurz; ausgesprochen so bei den Felidae, auch bei den Viverrinae, aber bei den Herpestinae, in maximo bei Suricata, ist er trichterförmig nach außen verlängert und auch bei den Hyaenidae ziemlich lang. Bei den Arctoidea, wo er als lang bezeichnet wurde, ist er dies am stärksten bei Ursidae, durch einen langen ventralen Fortsatz; kürzer ist er bei Procyonidae und bei den Canidae, wo, ähnlich wie bei Herpestinae, der vordere untere Teil eingeschnitten ist. Sehr verschieden ist seine Länge bei Mustelidae. Die übrigen Teile sind stets gut ausgebildet und geben keinen Anlaß zu weiterer Bemerkung. Untergeordnet ist, daß mit aquatiler Lebensweise bei Cynogale, Lutra, Latax das äußere Ohr klein wird.

Von großer systematischer Bedeutung ist das Gebiß. Stets heterodont ist die ursprüngliche Zahl der Zähne 44 in folgender Verteilung: $I\,\frac{1.\,2.\,3}{1.\,2.\,3}$ $C\,\frac{1}{1}$ $P\,\frac{1.\,2.\,3.\,4}{1.\,2.\,3.\,4}$ $M\,\frac{1.\,2.\,3}{1.\,2.\,3}$, wie die + Creodonta der Tertiärzeit dies aufweisen, auch der tertiäre Canide + Amphicyon und zuweilen auch noch der Haushund. Im übrigen tritt Reduktion ein, zunächst von M3 oben. Die hieraus resultierende Zahnformel: $\frac{3.\,1.\,4.\,2}{3.\,1.\,4.\,2} = 42$ ist unter Ursidae häufig und die ursprüngliche der recenten Carnivora. Häufiger schwindet auch der untere M_3; diese Zahnformel $\frac{3.\,1.\,4.\,2}{3.\,1.\,4.\,2} = 40$ ist verbreitet unter Viverrinae, Herpestinae, Procyonidae. Weitere Reduktionen, auch im Gebiete der Prämolaren führen zum Zustand der Felidae: $\frac{3.\,1\;3.\,1}{3.\,1.\,2.\,1} = 30$. Die Incisivi erleiden unter Carnivora fissipedia nur bei Latax und beim tertiären + Eusmilus insofern Reduktion, als der untere, innere I, der bei der Mehrzahl der Carnivora der schwächste ist, wegfällt. Als besondere

Anpassung an die Nahrung und an die damit in Zusammenhang stehende Ausbildung von Zunge und Lippen darf wohl der Ausfall der oberen, inneren I bei Melursus gelten. Die ursprüngliche Form der Zähne, wie die + Creodonta sie haben, wie sie auch später bei echten Carnivora, z. B. bei Viverra, noch auftritt, erinnert an Didelphyidae, Dasyuridae und Insectivora. Sie ist tuberkulo-sektorial mit Neigung unten fünfspitzig, oben sechsspitzig

Fig. 199. Permanentes Gebiß vom Haushund. Nach Tims. *ca* Vordere; *cp* hintere Cingulumspitze; *hy* Hypoconid; *me* Metaconus; *pa* Paraconus; *pa'* Paraconid; *pr* Protoconus; *pr'* Protoconid. (Für das Milchgebiß vgl. I, Fig, 198, S. 261.)

zu werden. Das Merkmal der + Creodonta, daß wenigstens die drei unteren Molaren gleichartig sind, entsprechend dem mehr gleichmäßigen Gebrauch, ist wohl mit Ursache der Übereinstimmung ihres Gebisses mit dem carnivorer Marsupialia, wie Thylacinus, wo die gleiche Gepflogenheit besteht.

Fig. 200. Tuberkulo-sektorialer Zahn von Viverra.

Bei den spezialisierten Carnivora mit ausschließlicher Fleischnahrung und besonderer Ausbildung des Carnivorentypus trat vorwiegender Gebrauch derjenigen Backenzähne ein, die dem Mundwinkel am nächsten liegen und auch in bezug auf die Kaumuskeln am günstigsten orientiert sind. Dies muß demnach oben $P^{\frac{4}{}}$, unten $M_{\overline{1}}$ sein; Regel ist ja, daß die Zähne einer Seite derart alternieren, daß die Unterkieferreihe etwas vor der Oberkieferreihe nach vorn verschoben ist. Dieser obere $P^{\frac{4}{}}$ und untere $M_{\overline{1}}$ übertrifft — mit Ausnahme der Bären — bei recenten Formen, namentlich aber bei Felidae, Hyaenidae, Canidae die übrigen Backenzähne an Größe. Er ist als Reißzahn, Carnassière [Cuvier] oder Dens lacerans bekannt gegenüber den vorderen Backenzähnen, die man Lückenzähne nennt im Gegensatz zu den nachfolgenden, die Höckerzähne heißen, da ihnen die schneidende Krone der Reißzähne fehlt. Der obere Reißzahn hat eine schneidende vordere Hauptzacke, meist mit hoher Spitze durch ein Tal getrennt von einer hinteren, meist horizontalen schneidenden Zacke. Sie werden durch zwei Wurzeln getragen und entsprechen dem Metaconus

und Metastyl in Osborns, der Spitze 5 und 3 in Winges Nomenklatur. Vor dem Metaconus findet sich bei guter Entwicklung ein Paraconus (4), zuweilen auch ein Parastyl (1). Durch eine Leiste ist der Metaconus (5) mit einem vorderen inneren talonartigen Höcker, dem Protoconus (6), der eine eigene Wurzel hat, verbunden. Nur bei Bären, bei denen der Reißzahn kaum von den übrigen Zähnen sich auszeichnet, sitzt der Talon hinten und hat keine eigene Wurzel. Der untere Reißzahn ist nur bei den Felidae, wo en als Regel der einzige Molaris ist, in zwei schneidende gleichartige Zackea verteilt, und der innere Talon ist nur schwach. Bei den übrigen Carnivorh sind diese Zacken, welche die äußere Schneide darstellen, niedriger, aucr ist die Krone breiter, da sie einen inneren Höcker und einen hinteren Talon trägt. Die oberen Molaren bleiben höckerig. Bei Feliden und Hyäniden findet sich nur einer in rudimentärer Form und quergestellt; vielfach beträgt ihre Zahl noch zwei, nur bei Otocyon steigt sie auf vier (s. unten). Hat der Unterkiefer nur einen Molaris, so ist es ein Reißzahn; liegen hinter diesem weitere, bis drei, so sind sie höckerig. Die Form der Incisivi ist meißelförmig; im Milchgebiß, zuweilen auch noch in der Jugend, mit Nebenspitzen, wie die „Lilienzähne" junger Hunde beweisen (Fig. 199 u. I, 198). Bekannt ist die hohe Ausbildung der Eckzähne. Im Exzeß hat diese statt bei den + Machaerodontini, wo die oberen dolchartig werden und von solcher Länge, daß sie auch bei geöffnetem Maule den Unterkiefer überkreuzten (Fig. 207 und I, Fig. 176). Sie waren am Hinterrande, ebenso wie die kleineren unteren, gekerbt.

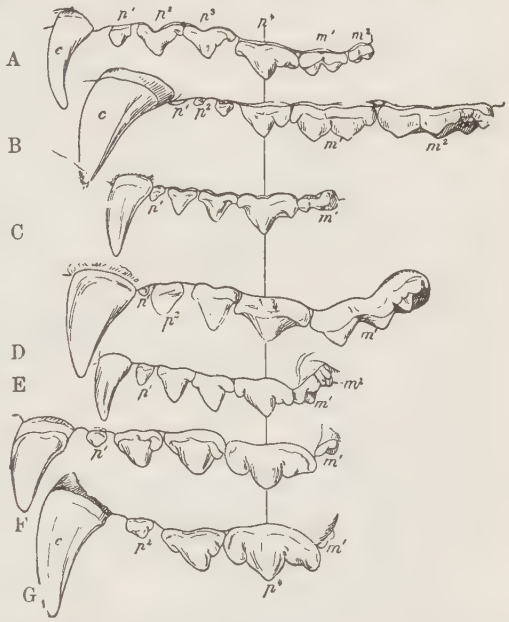


Fig. 201. Die Zähne des linken Oberkiefers A Hund, B Bär, C Marder, D Dachs, E Herpestes, F Hyäne, G Löwe. Die jedesmaligen Reißzähne (p^4) liegen in einer Linie. Nach Boas.

Ein Milchgebiß ist stets vorhanden und hat, mit Ausnahme der Felidae (I, Fig. 195), die nur zwei untere Milchmolaren haben, stets die Formel Id $\frac{3}{3}$ Cd $\frac{1}{1}$ Pd $\frac{2.3.4}{2.3.4}$. Meist ist es längere Zeit im Gebrauch, nur kurz bei Ursus. In diesem Gebiß ist der Reißzahn um einen Zahn nach vorn verschoben, so daß als solche auftreten $\frac{Pd\,3}{Pd\,4}$ (I, Fig. 198). Dies entspricht nicht nur dem Fehlen der M, sondern harmoniert auch mit unserer Darlegung, daß der günstigst gelegene Zahn am Mundwinkel der Reißzahn wird (vgl. auch S. 62). Er unterscheidet sich vom permanenten Reißzahn hauptsächlich dadurch, daß der Innenhöcker mit seiner Wurzel mehr nach hinten, ungefähr in der Mitte des Zahnes seinen Platz findet.

Nach den neuen Untersuchungen von Sonntag (1923) bietet die Zunge wesentliche Unterschiede, die sich auch taxonomisch verwerten lassen. Stets ist sie verhältnismäßig schmal, mit abgerundetem oder abgestutztem, selten ausgerandetem Apex. Die Sublingua ist geschwunden, eine Lytta vorhanden, wenn auch zuweilen klein. Papillae vallata in einer Triangel, ursprünglich in Dreizahl, die aber zahlreicher und in zweireihiger Triangel stehen können. Auch kann die apikale Papille fehlen. Sie stehen dann in einem Paar oder bis 20 oder mehr in zwei konvergierenden Reihen; auch halbzirkelförmige Anordnung kommt vor. Zuweilen treten laterale Organe auf. Ferner sind vorhanden fungiforme Papillen sowie konische, die bei Herpestoidea (Aeluroidea) verhornen; namentlich stark bei Felidae, wo sie sich im vorderen Teil der Zunge zu einer dornigen Stelle vereinigen, die mechanische Bedeutung hat bei der Nahrungsaufnahme. Der Magen ist stets einfach, er bietet nach Form und Lage zwei äußersten dar, die aber überbrückt werden, z. B. durch die Magenform der Katze, wo er zwar einigermaßen in der Längsrichtung des Körpers liegt, sein pylorialer Teil aber scharf kopfwärts abgebogen ist, so daß die Curvatura minor sehr kurz ist. Sonst ist er entweder sack- oder retortenförmig mit transversaler Lage, oder aber langgestreckt in der Längsachse des Körpers mit langer Curvatura minor und kopfwärts abgeknicktem pylorialem Abschnitt. Das Auftreten dieser zwei Typen ist aber zu unregelmäßig, um sich taxonomisch verwerten zu lassen.

Das gilt in Hauptsache auch für den eigentlichen Darmkanal. Ein Coecum fehlt den Arctoidea mit Ausnahme der Canidae, wo es meist spiralig gedreht ist. Bei den Herpestoidea ist es kurz, zuweilen rudimentär, kann auch ganz fehlen wie bei Nandinia. Die Mesenterien verhalten sich im allgemeinen einfach. Vielleicht ist es eine Reduktionserscheinung bei Ursus und Potos (Cercoleptes), daß das Ligamentum cavoduodenale fehlt. Die Duodenalschlinge kann äußerst einfach sein und überschreitet bei Ursidae, Procyonidae, Viverridae, Felidae die Arteria mesenterica superior nicht, wie wohl bei Canidae. Die einfache Colonschlinge differenziert sich meist in ein Colon ascendens, transversum und descendens.

Abgesehen von den Ursidae und von den aquatilen Lutrinae unter den Mustelidae, welche eine Renculi-Niere besitzen (I, S. 380), ist nach Gerhardt bei den übrigen Fissipedia die Niere eine einwarzige, wird aber bei den größeren Formen eine Leistenniere.

Die Testikel liegen stets extraabdominal und postpenial, meist weit entfernt von der äußeren Inguinalöffnung; gewöhnlich auch in einem Scrotum, das entweder gestielt oder sitzend ist, eine Raphe hat oder aus zwei Hälften besteht. Bei Felidae kommt es nicht zu einem eigentlichen Scrotum, die Testikel liegen unter der Haut dicht unter dem After, zwischen diesem und dem rückwärts gerichteten Penis. So auch, z. B. bei Galidia, dicht vor dem Anus. Der Cremaster wird ausschließlich vom Musculus transversus abdominis gebildet. Von accessorischen Drüsen ist die Prostata bei der Mehrzahl gut ausgebildet, lappig, bei anderen rudimentär. Glandulae vesiculares fehlen. Cowpersche Drüsen fehlen den Arctoidea (Arcto-Cyonidae), kommen aber vor bei den Herpestoidea (Aeluroidea). Glandulae vasis deferentis treten nur bei den Ursidae, Mustelidae und Procyonidae auf.

Der Penis ist gewöhnlich so orientiert, daß seine Präputialöffnung nach vorn sieht, bei den Felidae ist er, wie gesagt, in nicht erigiertem Zu-

stand mit seiner Spitze nach hinten gerichtet, so daß nach hinten uriniert wird (retromingent). Bei ihnen ist die Glans, als terminale Fortsetzung des Corpus spongiosum nur angedeutet; auch das Os priapi ist rudimentär und das Praeputium äußerst kurz; die Pars libera des Penis durch verhornte Papillen dornig. Hierzu im Gegensatz ist sonst der meist lange Präputialschlauch nach vorn gerichtet und die Glans gut bis so stark ausgebildet, daß sie die Hauptmasse des Penis darstellt. Beim Hunde hat sie einen besonderen basalen Schwellkörper, der die feste Verbindung kopulierender Hunde bewerkstelligt. Die geringe Versteifung des Corpus fibrosum während dieses Aktes gestattet aber dem Männchen, sich umzudrehen. Mit Ausnahme von Hyaenidae wird die Glans gestützt durch einen Penisknochen. Dieses Charakteristikum der Carnivora kann monströse Größe erreichen. Namentlich Pohl beschrieb seine verschiedenen Formen, die sichauch taxonomisch verwerten lassen, Er ist gerade oder gebogen stabförmig, mit oder ohne vollständiger oder nur distaler Rinne zur Aufnahme der Urethra. Auch kann das distale Ende knopf-, löffel-, haken-, flügelförmig verbreitert, ein- oder mehrfach gespalten, oder gar von einem Öhr versehen sein. Auch bei Cryptoprocta ist der Penis mit Stacheln bewaffnet. Der Uterus ist zweihörnig, auch wohl bipartitus genannt, wenn das Corpus uteri sehr kurz ist, jedoch ein Uterus duplex bei den madagassischen Viverridae (Galidictinae, Eupleres, Cryptoprocta) sowie bei Arctictis; das Ovarium ist meist in einen Peritonealsack (Tentorium!) eingehüllt. Die deciduate Placenta kommt zustande durch eine große Allantois, die eine ringförmige Placenta formt. Der Dottersack bleibt bis zur Geburt bestehen. Nach Stahl kommen beim Dachs ähnliche Verhältnisse vor wie beim Rehwild: die Entwicklung des Embryo schreitet in der Zeit von Ende August bis Ende Dezember fast gar nicht fort.

Die Zahl der Jungen ist sehr verschieden, meist aber eine erhebliche; so sind Fälle bekannt von 11 Jungen beim Fuchs, 9 beim Iltis und die normale Zahl von 4—9 in einem Wurf beim Hunde kann bis auf 13 steigen. Stets werden dieselben hilflos geboren, häufig sogenannt blind, indem die Ränder der Augenlider vor der Geburt verwachsen und erst Tage oder Wochen später sich wieder öffnen.

Diagnose. Die Carnivora fissipedia sind unguikulate, plantigrade, semiplantigrade oder digitigrade, meist carnivore, seltener omnivore oder frugivore Säuger mit heterodontem, diphyodontem Gebiß mit Wurzelzähnen. $I\frac{3}{3}$, nur ganz ausnahmsweise $I\frac{2}{2}$; $C\frac{1}{1}$ caniniform, lang und kräftig; Backenzähne tuberkulo-sektorial, quadrituberkular oder multituberkular, scharfspitzig, seltener stumpfhöckerig; meist weniger als $\frac{7}{7}$ ($P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$), ausnahmsweise $\frac{7}{8}$—$\frac{8}{8}$. $P^{\frac{4}{-}}$ und $M_{\frac{1}{-}}$ meist von bedeutender Größe und mit schneidender Krone (Reißzahn). Palatum durum vollständig; nur ausnahmsweise ein Orbitalring, Temporalgrube und Orbita meist in sehr weiter Verbindung. Bulla tympani verknöchert[1]). Der halbzylindrische Condylus des Unterkiefers artikuliert in tiefer, querer Gelenkgrube; Processus angularis meist klein, nicht eingebogen. Clavicula rudimentär oder fehlend. Humerus mit oder ohne Foramen entepicondyloideum. An Hand und

1) Mit Ausnahme von Nandinia (s. S. 304).

Fuß fehlen höchstens Pollex und Hallux, die niemals opponierbar sind. Scaphoid und Lunatum verschmolzen; mit ihnen auch das Centrale carpi, das dem erwachsenen Tier fehlt. Rolle des Talus tief ausgehöhlt. Höchstens 22 thorako-lumbale Wirbel, vielfach 13 Thorakal- und 7 Lumbalwirbel. Gehirn makrosmatisch, Hemisphären gut entwickelt, mit 3 suprasylvischen Bogenfurchen. 5—7 Riechwülste. Maxilloturbinale doppelt gewunden oder ästig. Testikel extraabdominal, postpenial, skrotal oder subintegumental. Uterus bicornis oder duplex. Placenta deciduat, diskoidal. Junge werden unvollkommen geboren.

Geographische Verbreitung.

Die Carnivora sind Tiere, die durch die Art ihrer Nahrung von den Polen bis zu den Tropen sich verbreiten können, soweit Vertebraten, ihre wichtigste Nahrung, vorkommen. Am zahlreichsten sind sie in der orientalischen und äthiopischen Region vertreten, während die neotropische Region verhältnismäßig arm an ihnen ist. Australien beherbergt einzig Canis dingo, einen halbwilden Hund. Seine Neigung zur Variabilität in Statur und Färbung, auch vor Einführung anderer Hunde; seine Verwandtschaft mit einer Rasse, die bis vor kurzem auf den Salomoninseln, in Japan und auf dem Gebirge Javas vorkam, sprechen für seine Einführung in Gesellschaft des Menschen. Daß er im australischen Plistocän auftritt, ist kaum ein Einwand. Überhaupt haben die Canidae die weiteste Verbreitung, da sie nur auf Madagaskar und auf einer Anzahl kleinerer Inseln fehlen. Auch die Mustelidae sind kosmopolitisch, da sie nur Madagaskar und der australischen Region abgehen. Sie sind in Süd-Amerika aber so sparsam vertreten, daß ihre spätere Einwanderung vom Norden her wahrscheinlich ist.

Ähnlich ist die Verbreitung der Felidae, wenn wir Cryptoprocta von Madagaskar nicht wie früher zu den Felidae, sondern zu den Viverridae zählen. Letztere gehören der Alten Welt an mit Genetta genetta und Herpestes Widdringtoni als einzigen europäischen Arten. Die einzigen Carnivora Madagaskars: Cryptoprocta, Eupleres und Fossa; ferner Galidia, Galidictis und Salonoia (Hemigalidia) gehören den Viverridae an. Sie nehmen unter diesen eine so eigentümliche und altertümliche Stellung ein, daß sie zwangen, die frühere Zweiteilung der Viverridae in die Unterfamilien der Viverrinae und Herpestinae aufzugeben. Sie scheinen vor dieser Zweiteilung entstanden zu sein und haben neben eigenen Charakteren auch solche, die einer dieser beiden Unterfamilien angehören. Sie haben daher, über die 3 Unterfamilien Cryptoproctinae, Euplerinae und Galidictinae verteilt, eine Stellung zwischen Viverrinae und Herpestinae gefunden, der aber viel Provisorisches anklebt. Beschränkt ist auch die Verbreitung der Hyaenidae, von denen nur Hyaena striata das äthiopische Gebiet verläßt und durch Klein-Asien und Persien bis zum Himalaja und Kaukasus sich erstreckt. Die Ursidae fehlen der australischen und merkwürdigerweise auch der äthiopischen Region und haben im neotropischen Gebiet in Ursus ornatus und U. frugilegus nur einzelne Vertreter. Die Procyonidae sind ausschließlich neuweltlich, nur Ailurus gehört dem Himalaja und Tibet an.

Taxonomie.

Die systematische Anordnung, die der nachfolgenden Behandlung zugrunde liegt, bringt umstehende tabellarische Übersicht über die Familien der Carnivora fissipedia zum Ausdruck. Sie beruht namentlich auf den älteren Untersuchungen von Turner, Flower, St. George Mivart und H. Winge, sowie auf den neueren von Pocock, Hilzheimer, A. Carlsson, Lönnberg u. a. Namentlich bezüglich der Felidae und Viverridaegehen aber die Ansichten weit auseinander, entsprechend der unzureichenden Kenntnis unterscheidender Merkmale gegenüber der großen Zahl der Arten, von denen unten nur wenige behandelt werden konnten.

(Vgl. Tabelle auf S. 318.)

I. Überfamilie: Herpestoidea Winge.

(Aeluroidea Flower. Epimycteri Cope.)

1. Familie: FELIDAE. Sie bieten den Raubtiercharakter in höchster Spezialisierung dar. Über ihre Vorfahren herrscht Zweifel. Die frühere Ansicht, daß dieselben unter Formen wie der den + Oxyaenidae angehörige + PALAEONICTIS Blainv. aus dem Untereocän von Europa und Nord-Amerika zu suchen sei, hat der Auffassung von Matthew (1910) Platz gemacht. Er leitet sie (s. S. 341) von + DINICTIS Leidy ab: oligocäne, nordamerikanische Katzen mit dem Gebiß $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{3\,(4)}{3}M\frac{1\,(2)}{2}$ in welchem $P\frac{1}{-}$ und $M\frac{2}{-}$ zuweilen in Spuren auftreten. + Dinictis war dem Stamme der + Machairodontidae nahe verwandt. Der exzessive obere C erfuhr aber in der Reihe + Dinictis, + Nimravus Cope, + Pseudailurus Gerv. fortschreitende Rückbildung, um aber erst im Pliocän die fast gleiche Größe mit den unteren C der heutigen Felidae zu erlangen. Dabei entwickelten sich progressiv die felinen Charaktere, wobei $M_{\frac{2}{2}}$ verschwand, M^1 rudimentär wird und P^4 zum großen Reißzahn, somit das geeignete Gebiß zum Zerreißen der Beute. Weitere Spezialisierung der heutigen Felidae sind die Sprungfertigkeit der hinteren Glieder, die hohe Ausbildung des Gehörorgans und die in die Haut zurückziehbaren Krallen, wodurch sie scharf bleiben (Fig. 190).

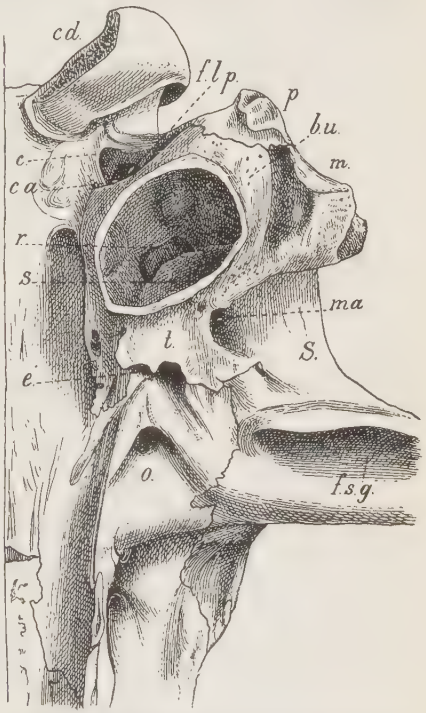


Fig. 202. Schädelbasis eines Tigers. Nach Flower. *bu* Bulla, geöffnet; *c* Foramen condyloideum; *ca* Canalis caroticus; *cd* Condylus; *e* Eustachische Röhre; *f.l.p* Foramen lacerum posterius; *f.s.g* Fossa glenoidea; *m* Processus mastoideus; *ma* Ohröffnung; *o* Foramen ovale; *p* Processus paroccipitalis; *r* Fenestra rotunda; *s* Septum der Trommelhöhle; *S* Squamosum; *t* Tympanicum. $^1/_6$.

Tabellarische Übersicht der recenten Carnivora fissipedia.

I. Tympanicum mehr oder weniger halbringförmig, liefert nur den äußeren (vorderen) tympanalen Teil der Bulla; den inneren (hinteren) das Entotympanicum (Os Bullae); an beider Grenze ein tympano-epitympanales Septum (Fig. 192). Canalis caroticus kurz oder fehlend. Maxilloturbinale klein, doppelt gewunden, schließt Nasoturbinale und 2. Riechwulst nicht von der vorderen Nasenöffnung aus. Cowpersche Drüsen vorhanden. Prostata vorspringend, lappig. Glandulae vasis deferentis fehlen. Coecum vorhanden. Entsprechend der Glans penis ist Penisknochen groß, klein oder fehlend. **Herpestoidea I**

1. Kein Alisphenoidkanal. $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}$ $M\frac{1}{1}$, $P\frac{1}{-}$ kann fehlen, $M\frac{1}{-}$ rudimentär. Entotympanale Bulla sehr groß; durch hohes Septum, aber äußerlich nur undeutlich, getrennt von der lateralen kleinen tympanalen, die kaum äußeren Gehörgang liefert. Proc. paroccipitalis vom Proc. mastoideus getrennt, breitet sich über Hinterwand der Bulla aus und überragt sie wenig. 13 Thorakalwirbel. Digiti V—IV, digitigrad, Krallen meist in häutige Krallenscheide retraktil. Metatarsus rundum behaart. Glans und Penisknochen rudimentär. *Felidae* 1.

2. Meist ein Alisphenoidkanal. $P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4}$ $M\frac{1\,2}{1\,2}$ bis $P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}$ $M\frac{1\,2}{1\,2}$. Entotympanale Bulla aufgebläht, durch Furche und Septum getrennt von der vor ihr liegenden tympanalen, die wenig kleiner ist mit trichterförmigem äußeren Gehörgang oder nur breit-halbringförmig mit kurzem Gehörgang. Mastoid meist mit Bulla verwachsen, Proc. paroccipitalis blattförmig verbreitert, ihrer Hinterwand angelagert. 13—14 Thorakalwirbel. Digiti meist V—V, selten IV—IV oder IV—V, digitigrad oder subplantigrad, Krallen retraktil oder nicht. Metatarsus behaart oder nackt. Glans groß oder mittelgroß mit entsprechendem Penisknochen. Präskrotale Perinealdrüsen oder Analtasche. *Viverridae* 2.

3. Alisphenoidkanal fehlt als Regel. $P\frac{1\,2\,3\,4}{\cdot\,2\,3\,4}$ $M\frac{1}{1}$. Entotympanale Bulla stark reduziert, durch ein vollkommenes Septum getrennt von der lateralen, stark aufgeblähten tympanalen Bulla, mit ziemlich langem äußerem Gehörgang. Mastoid und Proc. paroccipitalis wie bei Viverridae. 15 Thorakalwirbel. Digiti IV—IV oder V—IV, digitigrad, Krallen stumpf, nicht retraktil. Metatarsus behaart. Penis pendulus; kein Penisknochen. *Hyaenidae* 3.

II. Tympanicum schüsselförmig, liefert die ganze Außenwand der Trommelhöhle. Ihre Schleimhaut kann ein Septum liefern oder die Bulla gekammert oder zellig machen (Fig. 192). Canalis caroticus lang. Maxilloturbinale groß, ästig, schließt Nasoturbinale und 2. Riechwulst von der vorderen Nasenöffnung aus. Cowpersche Drüsen fehlen, auch präskrotale Perinealdrüsen oder Analtasche. Penisknochen groß. Krallen nicht retraktil, mit Ausnahme von Ailurus. **Arctoidea II**

1. Bulla tympani groß. Proc. paroccipitalis berührt Bulla. Alisphenoidkanal vorhanden. Digitigrad; Digiti V—IV, IV—IV. $M\frac{1\,2}{1\,2}$ höckerig. Reißzahn groß. Darm mit Coecum. Prostata vorspringend; Glandulae vasis deferentis fehlen. Penisknochen mit Rinne. *Canidae* 4.

2. Bulla tympani klein. Proc. paroccipitalis verbreitert, aber unabhängig von Bulla. Digiti fast stets V—V, plantigrad oder semiplantigrad. Darm ohne Coecum. Prostata rudimentär; Glandulae vasis deferentis vorhanden. Penisknochen zylindrisch. Rumpf niemals mit Flecken oder Querstreifen.

Meist kein Alisphenoidkanal. Canalis caroticus an Innenseite von Bulla, entfernt von For. lacerum posterius. $M\frac{1\,2}{1\,2}$ stumpf- oder spitzhöckerig. Reißzahn klein. Schwanz berührt wenigstens Boden. Hand und Fuß verhältnismäßig lang. Digitus III der längste. *Procyonidae* 5.

Alisphenoidkanal vorhanden. Canalis caroticus am Hinterende von Bulla, dicht bei For. lacerum posterius. $M\frac{1\,2\,\cdot}{1\,2\,3}$ stumpfhöckerig, langgestreckt. Kein Reißzahn. Schwanz rudimentär. Hand und Fuß kurz und breit; Digiti fast gleich lang. *Ursidae* 6.

Kein Alisphenoidkanal. $M\frac{1\,\cdot}{1\,2}$ oder $\frac{1}{1}$, Reißzahn. Schwanz lang oder kurz. Digitigrad oder semiplantigrad. *Mustelidae* 7.

Die zahlreichen Arten der Felidae werden gemeinhin in die 3 Genera Felis, Lynx und Acinonyx untergebracht, wobei die übergroße Mehrzahl auf Felis entfällt; äußerlich nur durch Größe, Statur und Haarkleid verschieden. Letzteres ist Variation unterworfen. Sie betrifft zwar kaum das meist gefleckte oder gestreifte Muster, wohl aber die Färbung, die auch durch Melanismus, Erythrismus oder Albinismus in verschiedenem Grade beeinflußt sein kann. Auch kann der Einfarbigkeit, wie beim Löwen, ein gefleckte Jugendkleid vorabgehen. Neuerdings hat man auch osteologische Merkmale herangezogen. So verteilt Pocock (1917) — und Sonntag (1923) schließt sich ihm auf Grundlage des Baues der Zunge an — die Felidae in 1. **Felinae** mit normal verknöchertem Zungenbein, das dem Larynx nur beschränkte Bewegung gegenüber dem Schädel gestattet sowie mit einer häutigen Scheide zur Aufnahme der Krallen. 2. **Acinonychinae** mit gleichem Hyoid aber ohne besagte Krallenscheide. 3. **Pantherinae** mit Fußstruktur der Felinae, aber mit unvollständig verknöchertem Hyoid, das große Beweglichkeit des Larynx zuläßt. Letztere Unterfamilie unterscheidet sich auch durch craniale Merkmale von den Felinae. Sie umfaßt die Mehrzahl der großen Katzen. Zunächst unter dem Namen Panthera Oken die folgenden, für die wir, um die Brücke mit der älteren Literatur nicht abzubrechen, daneben den Namen Felis beibehalten werden. *F. (P.) leo* L., der aber bei anderen Autoren *Leo* Oken, also *Leo leo* (L.) heißt. Der Löwe erstreckte sich in historischer Zeit bis nach Süd-Ost-Europa. Jetzt ist er in zahlreichen Subspezies auf Afrika, Persien, Mesopotamien und Nord-West-Asien beschränkt. *F.* (*P.*) *tigris* L. Der Tiger ist durchaus asiatisch. Südlich vom Kaspischen und vom Baikal-See bis Sumatra, Java und Bali, westlich bis Türkisch-Georgien sich erstreckend. Auf Ceylon, Borneo, Celebes und den Molukken fehlt er. Der Größe nach folgt *F.* (*P.*) *pardus* L., Panther oder Leopard, mit schwarzen Flecken auf gelblichem bis dunklem, durch Melanismus zuweilen schwarzem Grunde, der vom Lichte abgekehrt, weiß ist. Die Rücken- und Seitenflecken sind unterbrochene Ringe. Bewohnt Afrika und Süd-Asien, südlich von einer Linie von Palästina bis China, die durch den Himalaja geht, sowie Ceylon, Sumatra und Java. Ihm ähnlich ist die größte Katze Amerikas, der zwischen Texas und Patagonien verbreitete arboricole *F.* (*P.*) *onca* L., Jaguar. — Die dem Panther verwandte *F. uncia* Schreb., der Irbis, mit ähnlicher Fellzeichnung, robustem Körper und entsprechend seinem Vorkommen in den Gebirgen Zentral-Asiens, dichtem Pelz bildet das Genus Uncia Gray.

Die große Zahl der übrigen eigentlichen Katzen, die **Felinae** bildend, sind meist kleine oder mittelgroße Tiere aus den Tropen und Subtropen, die aber in Australien und Madagaskar fehlen. Sie werden neuerdings in zahlreiche Genera untergebracht, von denen wir nur einzelne nennen können. Durch Größe zeichnet sich aus zunächst der einfarbige, wie der Jaguar Bäume erkletternde Puma Jourd., *F.* (*Puma*) *concolor* L., der Amerika von Canada bis Patagonien bewohnt. Ferner der auf den Großen Sundainseln, Formosa und westlich bis zum Himalaja heimische *F.* (*Neofelis* Gray) *nebulosa* Griff. (macroscelis Horsf.). Eine schlanke arboricole Form, ausgezeichnet durch kurze Extremitäten, langem Schwanz und eckige Flecken.

In dieser modernen Nomenklatur ist der Name Felis L. bewahrt geblieben zunächst für *F. catus* L., worunter Linné, wie Pocock nachwies, die Hauskatze verstand, nicht die Wildkatze aus dem Waldgebiet von

Zentral- und Süd-Europa bis Klein-Asien, welche *F. silvestris* Schreb. zu heißen hat und sich von der Hauskatze durch etwas erheblichere Größe, bis zum Ende dick behaartem Schwanz und stärkeres Gebiß mit längerer Zahnreihe unterscheidet. Die Hauskatze stammt nicht von der Wildkatze ab, wohl aber, wie noch zuletzt Hilzheimer (1912) nachwies, von der afrikanischen *F. ocreata* Gmel., die beide durch mediterrane Zwischenformen verbunden sind, ebenso wie mit der asiatischen Steppenkatze *F. manul* Pall. Alle drei gehen nach Hilzheimer auf eine pliocäne europäische Katze zurück. Die Hauskatze *F. ocreata domestica* Briss. = *F. catus* L. wurde wohl zuerst in Ägypten, wo sie als heiliges Tier galt, domestiziert und von dort verbreitet; nach Deutschland erst nach dem 8. Jahrhundert. Gegenüber der Wildkatze mit nur einem Wurf, hat die Hauskatze, als Zeichen der Domestikation, gewöhnlich deren zwei: im Frühjahr und Sommer, nach 56 Tagen Tragezeit. Ein Domestikationszeichen ist auch die Reduktion des Schwanzes auf einen Stummel oder Haken bei Hauskatzen von Java, Sumatra, Japan und der Insel Man. Ferner hat Toldt (1912) auf den Einfluß der Domestikation auf die Färbung gewiesen, sowie auf das embryonale Auftreten der Wildzeichnung (I, S. 17).

Von indischen Katzen ist *F. megalotis* Müll. zoogeographisch wichtig, da sie in Timor und Rotti vorkommt und eine gute Art ist, nicht eine verwilderte Hauskatze, wie von englischen Autoren immer wieder behauptet wird. Bekannt durch seine weite Verbreitung über einen großen Teil Asiens ist *F.* (*Prionailurus* Severtz.) *bengalensis* Kerr. — Von süd- und zentralamerikanischen Katzen, Leopardus Gray, sei noch genannt *F.* (*L.*) *pardalis* L., der Ozelot, und die kleinere *F.* (*L.*) *wiedi* Schinz. — Lynx Kerr., die Luchse, unterscheiden sich etwas tiefergreifender durch kurzen Schwanz, höhere Extremitäten, Ohren mit Haarpinsel und einer bei Kontraktion linearen Pupille. Diese Charaktere sind am ausgesprochensten bei *L. lynx* L. von Europa und Asien, der Skandinavien, Rußland und in stets abnehmender Zahl Zentral-Europa, die Pyrenäen und Alpen bewohnt. Desgleichen bei *L. pardinus* Temm., aus Süd-Europa und Klein-Asien, und anderen asiatischen und nordamerikanischen Arten; weit weniger aber bei *L. caracal* Güldenst. aus dem westlichen Asien.

Die Unterfamilie der **Acinonychinae** enthält den für schnellen Lauf gebauten Acinonyx Brookes (Cynaelurus Wagl.), Gepard oder Jagdtiger, mit dementsprechenden höheren Läufen und Krallen, die weit weniger retraktil und daher auch weit weniger scharf sind. Der obere Reißzahn hat auf dem inneren Höcker keine Zacke wie bei den übrigen Felidae. *A. jubatus* Erxleb. dehnt sich über Afrika und von hier aus über Mesopotamien, Syrien, Transkaspien, Persien und Süd-Indien aus. Wird in letzterem Lande zur Jagd abgerichtet.

2. Familie: Viverridae. Sie umfaßt die kleinen, primitiven, heute auf Asien, Afrika und Süd-Europa beschränkten Raubtiere, die aus den † **Viverravinae** Matth. hervorgegangen sind: eocänen und untermiocänen †Creodonta von Nord-Amerika und Europa, welche letztere, zum Teil voreilig, als Viverra und Herpestes bezeichnet wurden. Solche direkte Vorfahren treten erst später auf. Es ist eine polymorphe Gruppe, von der man die Mehrzahl der mehr spezialisierten Geschlechter in die Unterfamilien der **Viverrinae** und **Herpestinae** verteilen kann. Zahlreiche andere, namentlich die Viverridae Madagaskars, die einzigen Raubtiere dieser

Insel, nehmen in verschiedenem Grade eine Art Mittelstellung ein, indem sie mit beiden Unterfamilien gemeinsame Merkmale aufweisen, in anderen sich unterscheiden durch deren primitiven Charakter, wie einen Uterus duplex, ein kurzes Colon transversum u. dgl. m. Diese Merkmale erhielten sich vielleicht durch Isolierung, neben spezialisierten Anpassungen. Richtiger noch nehmen diese Bewohner Madagaskars, ohne eine Einheit zu bilden, dadurch eine Sonderstellung ein, daß sie sich nach A. Carlsson von den übrigen Viverridae abtrennten vor deren Spaltung in Viverrinae und Herpestinae.

1. Unterfamilie: **Viverrinae**. Terrestrische, aber nicht grabende oder kletternde Tiere, charakterisiert durch scharfe, mehr oder weniger gekrümmte Krallen an den V—V Digiti. Perineale (präskrotale) konglobierte Drüsen vorhanden; Anus mit 2 Analdrüsen mündet ohne Analtasche aus. Vulva entfernt vom Anus. Penis mit langer, glatter Glans und entsprechendem Penisknochen. Ohr nicht verschließbar, mit einer „Bursa". Der entotympanale, mediale Teil der Bulla ossea etwas aufgebläht, hinter dem lateralen, tympanalen gelegen; beide getrennt durch eine transversal verlaufende Furche, der ein Septum entspricht. Der tympanale Teil ist ein breiter, mit dem Squamosum verwachsener Halbring mit kurzem äußeren Gehörgang. Gebiß 40 Zähne, $P\frac{4}{4}$ liegt bei der maxillaren Wurzel des Jochbogens. Viverra L. Dieser Genusname ist auf die asiatischen Zibetkatzen wie *V. zibetha* L. von Südasien und *V. tangalunga* Gray von Malakka und den Großen Sundainseln beschränkt. Der afrikanische Vertreter ist generisch als Civettictis Pocock, *C.* (*Viverra*) *civetta* (Schreb.) abgetrennt durch stärkere Molaren und stärkeres Vorspringen des Proc. paroccipitalis und der Bulla. Die Zibetkatzen liefern das stark riechende Sekret (Zibet) der großen Perinealdrüsen, haben eine aufrichtbare Rückenmähne, vollständig behaarten Metatarsus, hohe Glieder.

Demgegenüber unterscheidet sich die afrikanische Genetta Cuv. durch kürzere Glieder mit nacktem Streifen auf der tarso-metatarsalen Sohlenfläche und kleinere Perinealdrüse mit transversalen Leisten. Die nordafrikanische *G. genetta* (L.) reicht über Spanien bis in Zentral-Frankreich, östlich bis zur Rhone. — Orientalische Genera sind Viverricula Hodgs., Hemigalus Jourd. u. a. Unter diesen führt Cynogale Gray von Malakka, Sumatra und Borneo ein aquatiles Leben; *C. bennetti* Gray hat wenig retraktile Krallen, dorsalwärts verlagerte Nasenlöcher und einen kurzen Schwanz.

Als Untergruppe können mit Mivart die *Paradoxurini* abgetrennt werden, durch den abgerundeten Talon der oberen Backenzähne, ihren unbedeutenden schneidenden Charakter, die unvollständig retraktilen Krallen verbunden mit anderer Fußstruktur [Pocock]. Am bekanntesten ist Paradoxurus F. Cuv., *P. hermaphroditus* Schreb., der Musang. Verschiedene andere wenig carnivore und arboricole Arten von Süd-Asien und dem malayischen Archipel, sind zu verschiedenen Genera erhoben, von denen, wegen seiner Beschränkung auf Celebes, Macrogalidia Schwarz (Paguma Gray) *musschenbroecki* Schleg. zoogeographisch hervorgehoben sei. Der lange Schwanz von Paradoxurus ist nicht, wie der Name erwarten läßt, anatomisch ein Wickelschwanz, er kann nur um Objekte gerollt werden (Palmroller). Arctitis Temm. mit *A. binturong* Raffl. vom Himalaja bis Borneo; abweichend von den Viverrinae durch einen Uterus duplex, ein dreiteiliges Colon, Haarpinsel der Ohren, ist das einzige monodelphe Säugetier

der Alten Welt mit echtem Wickelschwanz und dementsprechender Differenzierung der Schwanzwirbel.

Eine Sonderstellung nimmt die afrikanische NANDINIA Gray ein durch die unverknöcherte Bulla, die an die fossilen +Miacidae erinnert (s. S. 304), durch den Proc. paroccipitalis und den kleinen $M\frac{2}{}$, der ausfallen kann.

2. Unterfamilie: **Galidictinae.** Diese nur in Madagaskar vorkommenden Viverridae mit den Genera GALIDIA Is. Geoffr., GALIDICTIS Is. Geoffr., und SALONOIA Gray (Hemigalidia Miv.) schließen sich durch Bau der Bulla, durch die perineale Drüse, die Bursa auris am ehesten an die Viverrinae an. Sie haben aber primitivere Fußstruktur, indem Pollex und Hallux weniger vom Boden erhoben, Sohlen nackt, Krallen nicht retraktil sind; Uterus duplex; Orbita nicht geschlossen, keinen Alisphenoidkanal.

3. Unterfamilie: **Euplerinae.** Eine nach Inhalt und Stellung zweifelhafte Gruppe. EUPLERES Doy. mit *E. goudoti* Doy. aus Madagaskar hat nach A. CARLSSON Kennzeichen von Viverrinae und Herpestinae. Erstere überwiegen aber. So fehlt eine Analtasche, die Bulla ist viverraartig. Dagegen fehlen Perinealdrüsen, die Vulva liegt dicht beim Anus. Primitiv ist die Lage von Pollex und Hallux dicht bei Digitus II, mit großem Zehenballen und die Digitigradie; der Uterus ist ein Uterus duplex. Eine sekundäre Anpassung an die insectivore Nahrung ist die Verlängerung der zarten Kiefer, wodurch die P entfernt sind, die vorderen caniniform, die hinteren molariform; ferner die Kleinheit der C.

Pocock reiht provisorisch hieran den orientalischen LINSANGA Gray (Prionodon Horsf.); ferner POIANA Gray von West- und Zentral-Afrika und FOSSA Gray mit *F. fossa* Schreb. aus Madagaskar. Sie unterscheiden sich äußerlich von Eupleres durch nicht reduzierte Kiefer und ihr Gebiß; durch Entfernung von Hallux und Pollex von Digitus II und die kleine Zehenballen derselben; $M\frac{2}{}$ ging verloren. Er erhält sich aber bei Fossa, wobei $P\frac{4}{}$ vor der maxillaren Wurzel des Jochbogens liegt.

4. Unterfamilie: **Cryptoproctinae.** Auch diese Unterfamilie mit dem einzigen monotypischen Genus CRYPTOPROCTA Benn. *C. ferox* Benn. scheint ihren Ursprung herzuleiten vor der Ausbildung der Viverrinae und Herpestinae (s. S. 316). Dieses größte Raubtier Madagaskars, von doppelter Katzengröße, nähert sich den Herpestinae durch eine Analtasche. Bulla und äußerer Gehörgang sind indifferent; viverraartig ist die enorm lange Glans penis mit entsprechendem Penisknochen, die noch dazu felidenartig bewaffnet ist. Wie bei Herpestinae sind die Krallen nicht retraktil und fehlen Perinealdrüsen. Der Uterus ist ein doppelter. Auch das Gebiß $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{(1)\,2\,3\,4}{(1)\,2\,3\,4}$, $M\frac{1}{1}$, in welchem $P\frac{1}{}$ einwurzelig, klein und hinfällig ist, was früher für die Felidennatur von Cryptoprocta benutzt wurde, ist in den schmalen I, in $P\frac{2}{}$ mit Hinterhöcker, in $P\frac{3}{}$ mit Talon, im Auftreten von $P\frac{1}{}$ u. a. viverraartig [vgl. A. Carlsson].

5. Unterfamilie: **Herpestinae**[1]). Meist grabende, semiplantigrade kleine bis mittelgroße, fast ausschließlich afrikanische Tiere; penta- bis tetradaktyl, mit nicht retraktilen Krallen. Ohr kann geschlossen werden, aber ohne Bursa. Anus liegt in einer runzeligen, häufig nackten Analtasche

1) Da J. A. Allen nachgewiesen hat, daß der Name MUNGOS Geoffr. et Cuv. sich auf Crossarchus fasciatus bezieht, nicht aber auf Herpestes, ein Name der also valide bleibt, liegt kein Grund vor, Herpestinae Gray (1869) durch das barbarische Mungotinae Pocock (1916), zu ersetzen.

mit eigenem Sphincter (Fig. 187)[1]). Keine Perinealdrüse; Vulva dicht bei Anus; Glans penis kurz, glatt. Bulla weicht von der der Viverrinae ab durch größere Ausdehnung des ebenfalls aufgeblähten tympanalen Teiles, welcher in einen trichterförmig verlängerten äußeren Gehörgang übergeht, der einen Spalt oder wenigstens eine entsprechende ventrale Öffnung aufweist. Gebiß mit 40 Zähnen; durch Ausfall von $P\frac{1}{1}$ oder $P\frac{1}{\overline{1}}$ auf 38 oder 36 vermindert. Das ursprüngliche Genus HERPESTES Illig. $\frac{3.1.4.2}{3.1.4.2}$ hat *H. Widdringtoni* Gray als europäischen Vertreter in Spanien. Ebenso wie bei den übrigen zahlreichen Arten in Afrika und Asien bis Java und Borneo hat die kurze Nase an der flachen, nackten Unterfläche eine mediane Längsfurche. Die Processus postorbitales des Frontale und Jugale können sich zu einem Orbitalring verbinden. Manchenorts werden einzelne Arten halb domestiziert zum Fang von Ratten und Mäusen gehalten. *H. ichneumon* L. war den alten Ägyptern heilig. — Gleichfalls mit zugespitztem langem Schwanz und nackten Fußsohlen sind die naheverwandten Genera GALLERELLA Gray mit 38 Zähnen; HELOGALE Gray und MUNGOS Geoffr. et Cuv. Letzterer neben *Viverra mungo* Gmelin ein älterer Name für *Crossarchus fasciatus* auct. Die übrigen Arten sind unter CROSSARCHUS F. Cuv. mit nur 36 Zähnen belassen. — Ein kurzer, dicker Schwanz, behaarte Fußsohlen und 40 Zähne zeichnet die ebenfalls pentadaktylen ICHNEUMIA Is. Geoffr. und XENOGALE J. A. Allen aus. Nur 36 Zähne, nackte Sohlen und die Zehen ohne Spannhaut hat *Atilax* F. Cuv. — Tetradaktyl ist SURICATA Desm. mit der südafrikanischen *S. tetradactyla* Schreb. Sie hat kleine, halbmondförmige Ohren, röhrenförmig verlängerten äußeren Gehörgang und nackten Tarso-Metatarsus. Der ebenfalls tetradaktyle BDEOGALE Peters hat 40 Zähne, behaarte Sohlen und Spannhäute.

3. Familie: HYAENIDAE. Altweltliche Raubtiere von der Größe des Wolfes, die durch + ICTITHERIUM Wagner aus dem Tertiär Europas mit den Viverridae zusammenhängen. Mit diesen hatte + Ictitherium $(\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2})$ gemein: bedeutende Größe von $\frac{M_1\ M_2}{\cdot\ M_2}$; mäßig kurze pentadaktyle Glieder; $\frac{P_4}{M_1}$ bereits nach Art der Felidae. Der moderne Vertreter: HYAENA Zimm. spezialisiert sein Gebiß $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1}$ weiter durch Prävalenz von $\frac{P_4}{M_1}$, wobei $\frac{M_2}{M_2}$ schwindet und $M_{\overline{1}}$ rudimentär wird. Zum schnellen Lauf werden die Extremitäten lang, verlieren Pollex und Hallux und haben stumpfe Nägel. *H. brunnea* Thunb., Süd-Afrika, und *H. hyaena* (L.) (striata Zimm.), die gestreifte Hyäne von Nord-Afrika und Süd-Asien, ernähren sich hauptsächlich von Kadavern, erbeuten aber auch lebende Säugetiere. Ihr oberer M ist dreiwurzelig und beständig; die großen Ohren sind zugespitzt; eine Rückenmähne. *Crocotta* Kaup mit der einzigen Art *Cr. crocuta* Erxl., mit hinfälligem oberen M, abgerundeten, kurzen Ohren, ohne Mähne. Diese gefleckte Hyäne, südlich von der Sahara lebend, jagt vereinigt. Ihr schließt sich eng an, spezifisch wohl kaum verschieden, die größere + H. spelaea Goldf. Zahlreich fossil in Höhlen Europas, nördlich bis England und verschiedene andere, spättertiäre Arten aus Indien und Süd-Europa.

1) Der Anus liegt zwar auch bei Viverra zibetha in einer Art Analtasche, sie ist aber unvollständig, nach hinten offen, ohne Sphincter.

Den Rang einer eigenen Unterfamilie **Protelinae**, gegenüber den eben beschriebenen **Hyaeninae**, nimmt wohl PROTELES Is. Geoffr. ein, mit dem einzigen, südafrikanischen *Pr. cristatus* Sparrm., dessen Backenzähne rudimentär, weit auseinandergelegen und bis auf $\frac{1}{3}$ reduziert sind, entsprechend der Nahrung von Aas, Termiten u. dgl. Digiti V—IV. Der Erdwolf mit hoher Hals-Rückenmähne, wird auch wohl als Unterfamilie der Viverridae betrachtet. Von diesen unterscheidet er sich aber durch das Fehlen von Perinealdrüsen und Analtasche sowie durch das Gebiß, während er sich den Hyaenidae anschließt durch Statur, Äußeres, durch den langen, umfangreichen Penis pendulus mit kurzer Glans und ohne Penisknochen; durch die Ausmündung der Analdrüsen außerhalb der Anus und den Bau der Zunge [Sonntag 1923]. Die Bulla ist mehr herpestidenartig als die der Hyaeninae; bei beiden wiesen aber Winge (1881) und van Kampen (1905), lange vor Pocock (1916), ein Septum nach, das, wie bei Felidae, die bei Hyaeninae allerdings äußerst kleine entotympanale Abteilung von der aufgeblähten tympanalen, die einen äußeren Gehörgang liefert, trennt.

II. Überfamilie: Arctoidea Winge.

(Arcto-Cyonidae Flow., Hypomycteri Cope.)

4. Familie: CANIDAE: Hunde, Wölfe, Füchse und Schakale sind die auch für den Laien naheverwandten Vertreter dieser Familie. Sie ist digitigrad, hat vorne IV—V, hinten nur IV vollständige, stumpfbekrallte ~~Digiti~~, flache nur ausnahmsweise aufgeblähte tympanale Bulla, mit verschieden entwickeltem mehr oder weniger horizontalem tympanalen Septum und mittelmäßig langem, äußerem knöchernem Gehörgang; der Proc. paroccipitalis, lateral komprimiert, berührt die Bulla höchstens; Proc. mastoideus klein; Alisphenoidkanal gut entwickelt. Coecum stets vorhanden, meist spiralig gedreht; Cowpersche Drüsen und Gland. vasis deferentis fehlen; der Ruthenknochen gerade, umfaßt rinnenförmig die Urethra, Glans groß, unbewaffnet. Gebiß meist $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4}\,M\frac{1\,2\,.}{1\,2\,3} = 42$; vereinzelt sind die M bis auf $\frac{1}{2}$ reduziert oder bis auf $\frac{3\,(4)}{4\,.}$ erhöht; es hat durch seine verbreiterten höckerigen M einen omnivoren Charakter, der sich aber zwischen den Extremen ausschließlicher Carnivorie oder Insectivorie und vorwiegender Frugivorie bewegt.

Die Familie entlehnt ihren Namen dem Genus CANIS L., das in seiner ursprünglichen Fassung sämtliche Caniden enthielt. In der Tat bilden sie denn auch in der Gegenwart, nach Form, Zahl der Zähne, sowie Schädelbau eine Reihe eng zusammengehöriger Modifikationen. Von diesen läßt sich eine Mehrzahl vereinigen durch den Besitz eines vollständigen wenn auch verkleinerten Pollex, eines meist im Schnauzenteil verlängerten Schädels und durch den Besitz von 42 Zähnen. Von diesen hat der untere Reißzahn, $M_{\overline{1}}$, einen zweispitzigen Talon, dessen äußere Spitze mehr oder weniger tetragonal ist, die innere mit deutlicher Spitze und mit oder ohne marginalen Kamm. Sie bilden die Unterfamilie der **Caninae**, welche das hierdurch eingeschränkte Genus CANIS L. umfaßt. Entsprechend seiner kosmopolitischen Verbreitung, da es in wildem Zustande — von kleineren Inseln abgesehen — nur in Madagaskar, Neu-Seeland und Neu-Guinea fehlt, bleibt es aber immerhin noch so umfangreich und polymorph, daß es in Gattungen oder Untergattungen aufgelöst wurde, deren Zahl und Bewertung je nach der Auffassung des Autors ändert. Vielen Vertretern ist die charakteristische Befähigung eigen je nach

Lokalität, Umgebung, manchmal auch je nach Alter und Jahreszeit in Statur, in Art und Farbe des Haarkleides, auch im Detail des Schädels zu variieren, was für manchen Anlaß wurde, die Zahl der Arten und Gattungen ins Ungeheuerliche zu vermehren.

Eine Zeitlang wurde die Taxonomie der Caniden beherrscht durch die Lehre Huxleys, daß sie sich scharf in **Alopecoidea** und **Thooidea** scheiden ließen, d. h. in eine vulpine und lupine Reihe. Erstere, die „Füchse", ohne Frontalsiuus, daher mit einer Vertiefung im Frontale zwischen den konkaven Proc. postorbitales, deren Vorderrand etwas aufgebogen ist; die Pupille meist senkrecht. Hilzheimer hat dem hinzugefügt, daß die I kaum gekerbt sind, P^3 ein aufrecht stehendes Dreieck bildet, dessen hintere Seite wenig länger als die vordere ist, höchstens am Ende einen Höcker hat; C schwächer gebogen, kleiner. Die lupine Reihe: die Hunde, Wölfe, Schakale umfassend, soll mit einem Frontalsinus, oben konvexe Proc. postorbitales mit abwärts gekrümmter Spitze verbinden; meist eine kreisrunde Pupille und den Schwanz meist kürzer als halbe Körperlänge haben. Ferner dreilappige I, stärkere, weniger gebogene C, P^3 mit dem Haupthöcker hinten mit langer Schneide und 2 Nebenhöckern; der Reißzahn stärker. Namentlich Hilzheimer wies aber gleichzeitig nach, daß beide Reihen überbrückt sind und ihre Merkmale keine absolute Scheidung darstellen. Wir können hier selektiv nur einzelne Vertreter nennen, zunächst aus der Reihe der Füchse (Alopecoidea).

Vulpes Oken. Nördliche Hemisphäre, von der Baumgrenze südwärts bis Mexiko, Marokko und Indien; mit spitzen Ohren, dichtem Schwanz von wenigstens halber Körperlänge und länglich runden etwas schief gestellten Pupillen. Der europäische Rotfuchs *V.* (*Canis*) *vulpes* (L.) in zahlreichen Formen über Europa und Asien verbreitet. Er paart sich im Februar und wirft nach 9 Wochen 3—9 blinde Junge im Baue. Der Eisfuchs: Alopex Kaup, arktisches Gebiet der Alten und Neuen Welt, mit kurzen, abgerundeten Ohren und dichtbehaarten Sohlen. Im arktischen Europa und Asien *A.* (*Canis*) *lagopus* (L.) mit braungrauem Sommerkleid und weißem Winterpelz. Die „blaue" Varietät wechselt nicht. Sein nächster Verwandter ist der asiatische, Steppen bewohnende *A. corsac* (L.). Eigentümlich für die afrikanischen und benachbarten asiatischen Wüsten- und Steppengebiete sind kleine als Fennek, Megalotis Ill. bekannte Füchse, ausgezeichnet durch zierliche, hohe Läufe, große Ohren mit entsprechend aufgeblähter Bulla tympanica, sandfarbigem Pelz und buschigem Schwanz; nächtliche Tiere, mit dem bekanntesten nordafrikanischen *M. zerda* Zimm., die neben Vögeln und Eiern auch Insecten fangen. Der bekannteste fuchsähnliche Repräsentant in Südamerika ist *C. brasiliensis* Schinz. (C. azarae Wied), der mit seinen Verwandten zur Untergattung Cerdocyon Ham. Sm. erhoben wurde. Zuweilen hiermit verwechselt sind die dem Schakal sich nähernden südamerikanischen Formen wie *C. vetulus* Lund, nebst Farbenvarietäten, mit großer Bulla tympani; desgleichen die Reihe von *C. thous* L., die beide auch wohl als Lycalopex Burm. zusammengefaßt werden. Nur zweifelhaft läßt sich hierbei Chrysocyon H. Sm. anschließen, ein durch großen aber zarten Körper mit kurzem Rumpf, hohen Läufen, großen Ohren, hoher aufrichtbarer Mähne, runden Pupillen ausgezeichneter Canide, der durch abweichend starke Ausbildung der M zum vorwiegenden Pflanzenfresser gestempelt wird. Dieser rote oder Mähnenwolf ist in *Chr. jubatus* Desm. über einen großen Teil von Süd-Amerika verbreitet.

Die lupine Reihe (*Thooidea*) hat in *Canis lupus* L., den Wolf, ihren Typus. In England, Holland und Dänemark ausgerottet, hat er sich in den

weniger kultivierten Gegenden Europas und Asiens in verschiedenen lokalen Rassen erhalten. Vermutlich haben gleichen Rang die Mehrzahl der nordamerikanischen Wölfe wie *C. occidentalis* Richards., *nubilus* Say. u. a.

Artlich verschieden, namentlich durch die schlankere Schnauze, stärkeren Höckerzähne, ist der Prairiewolf Nord-Amerikas *C.* (*Lyciscus*) *latrans* Say., der südlich bis Zentral-Amerika reicht. Vermutlich synonym mit ihm ist der ausgestorbene *C. antarcticus* H. Sm. von den Falklandinseln; nur verwandt andere südliche Wölfe. Durch andere Schädelmaße, kräftigere Höckerzähne, schwächeren Reißzahn, stets konkave Proc. postorbitales, kleinere Statur unterscheiden sich vom Wolf die Schakale (Thos Oken). Eine über Asien, das südliche Europa und Afrika bis zum 2° südl. Br. verbreitete Gruppe, die wir namentlich durch Hilzheimer näher kennen und in *C. aureus* L. ihren bekanntesten Vertreter haben. Reicht von Indien durch Klein-Asien bis zur Balkan-Halbinsel und Süd-Ungarn. Teils mit den Gewohnheiten des Fuchses, teils mit denen des Wolfes; so jagt er zuweilen in Meuten, auch läßt er sich leichter als beide zähmen.

Auch im Gebiß steht dem Wolf am nächsten der Haushund *C. familiaris* L., der als Begleiter des Menschen und nur hier und da verwildert, über die ganze Erde verbreitet ist. Mit Wolf und Schakal kreuzungsfähig, trägt er im Mittel 63 Tage und wirft 4—9, selten mehr blinde Junge. In der Artdiagnose gegenüber dem Wolf wußte Linné nur „cauda sinistrorsum recurvata" hervorzuheben und nach Studer gilt für ihn nur, daß die Orbitalachse mehr nach vorn gerichtet ist als bei Wolf und Schakal, die Orbitalebene mit der Stirnebene einen stumpfen Winkel bildet und der vordere Augenrand steiler ist. Diese Eigenschaften haben aber als Folgen der Domestikation zu gelten, die überhaupt den Hund tiefgehend beeinflußte: die Größe des Schädels herabsetzte, die Schnauze verkürzte, die Stirn erhöhte mit nach hinten abfallendem Profil, die Bulla tympanica abflachte, das Hirngewicht, wie noch kürzlich E. Dubois nachwies, verminderte. Dank der Variabilität, die überhaupt dem Genus Canis eigen ist, ergab sich eine weitgehende Verschiedenheit der Statur, des Haarkleides, auch des Gebisses, die unter dem Einfluß der Züchtung ins Ungeheuerliche stieg und einerseits zu der Riesenform der tibetanischen Dogge und zum Zwergpintscher, andererseits vom wasserköpfigen „King Charles" zur achondroplastischen Zwergform des Dachshundes führte. Daneben gibt es zahlreiche lokale Rassen, die es begreiflich machen, daß die früheren Forscher, wie Pallas, der Ansicht huldigten, daß die gezähmten Haushunde verschiedener Länder ursprünglich dortigen Wildhunden entstammten. Namentlich seit Studers Arbeiten ist dieser Standpunkt verlassen. Sie haben uns zunächst den primitiven Haushund kennen gelehrt, charakterisiert durch mittlere Größe, aufgerichtete Ohren, hängenden, nicht buschigen Schwanz, niedrige Stirn und mittellanger, jedenfalls nicht verkürzter Schnauze. Er wird heutzutage vertreten durch *C. dingo* Blumenb., der auf S. 12 zur Sprache kam und in dem vor kurzem ausgestorbenen javanischen Tenggerhund sowie in den orientalischen halbwilden Pariahunden, die ebenfalls nur wenig unter den Einfluß der Domestikation kamen, seine nächsten recenten Verwandten hat. Seinen nächster prähistorischen Verwandten aber, nach der Darlegung von Antonius (1922), in + *C. poutiatini* Stud. aus dem russischen Neolithicum, dem aber nach Brinkmann (1924) ein noch älterer Haushund, aus der ältesten nordischen Steinzeit (Azylien), vorabging. Jüngeren Datums ist der Pfahlbauten- oder Torfhund + *C. palustris* Ruet., der sich nach Antonius im Spitztypus, zunächst der Samojeden und

Lappen; im Pintscher und Terrier fortsetzte; dann der Bronzezeithund + *C. intermedius* Woldr., der Stammvater der Jagdhunde mit hängenden Ohren und endlich + *C. matris optimae* Jeitt., aus dem die Schäferhunde in ihren verschiedenen gezüchteten Rassen hervorgingen. Alle drei lassen sich auf *C. poutiatini* zurückführen, ohne daß Blutmischung mit anderen Stammformen statthatte. Antonius hat die Ergebnisse dargelegt einer vermutlichen Mischung von nordischem Wolfsblut mit diesen verschiedenen prähistorischen Hunden. Ohne solche Mischung entstand durch Züchtung, vermutlich aus Pariahunden, der südliche Formenkreis der Windhunde *C. grajus* L., bei denen aber eine zeitweilige Einmischung von Schakalblut nicht ausgeschlossen ist. Aus Kreuzung mit dem nordischen Wolf mit diesen schlanken, hochbeinigen Kulturformen mit verlängerter, über den Hirnschädel überwiegender Schnauze entstanden wohl im jüngsten Neolithicum Formen wie der heutige irische Wolfshund und ähnliche.

Die neueste Forschung neigt zur Annahme, daß als Stammvater der Haushunde einer der mittelgroßen südlichen Wölfe zu gelten habe. Nach Brinkmann geschah die Hundewerdung im südöstlichen Europa. Er nähert sich damit der Ansicht Studers, der als Stammvater einen ausgestorbenen + *C. ferus* annahm. Eine Ansicht, die bestechlicher wird, wenn man bei der Frage nach der Hundeentstehung nicht nur die morphologische Seite beachtet, sondern auch die psychische und nicht vergißt, daß der Hund in seiner, unter Tieren einzigen Unterordnung unter den Menschen, weit mehr und anders ist als ein gezähmter Wolf oder Schakal. Sie erklärt vielleicht, daß der C. ferus nicht ausstarb, sondern unterging im Haushund, dessen Domestikation vielleicht mit + C. poutiatini anhob. Es wird stets wahrscheinlicher, wie auch neuerdings G. M. Allen verteidigt, daß die amerikanischen Hunde nicht etwa aus dortigen Wölfen entstanden, sondern mit den altweltlichen gleichen Stammes sind und vielleicht durch Polarvölker aus dem Alten Kontinent eingeführt, sich über dem Neuen verbreiteten. Das würde den Ursprung der durch Nehring entdeckten, den europäischen parallelen Hunderassen der präkolumbischen Inkazeit erklären.

Von den bisher genannten Caniden weicht die Unterfamilie der **Cuoninae** ab. Sie umfaßt 3 Genera, welche gemeinsam haben einen verhältnismäßig kurzen Schädel; den unteren Reißzahn ($M_{\bar{1}}$) mit kammförmigem, schneidendem Talon, seine äußere, fast medial orientierte Spitze, statt eines tetragonalen Höckers, mit einem von vorn nach hinten gerichteten Kamm; die innere Spitze und der marginale Kamm fehlend. Unter diesen unterscheidet sich Lycaon Brookes von allen übrigen Caniden durch die Reduktion des Pollex bis auf den Metacarpus I, so daß die Zahl der Digiti IV—IV ist. Das Gebiß mit 42 Zähnen ist das von Canis. Die einzige in Meuten jagende südafrikanische Art: *L. pictus* Temm. mit buntem unregelmäßig dreifarbig geflecktem Fell und einem Kopf, der an Hyänen erinnert. Strukturell, vielleicht aber nur auf Konvergenz beruhend, steht ihm nahe *Cuon* Hodgs. (Cyon Blanf.) mit nur 40 Zähnen ($\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{2}{2}$), die gedrängt stehen durch Verkürzung der Kiefer im massiven Schädel. Äußerlich hundeartig mit 12—14 Zitzen und mit langem Haar zwischen den Zehenballen. Im Plistocän bis Mittel-Europa vorkommend, verbreitet er sich heute in mehreren Arten über Vorder-Indien bis Tibet und als *C. javanicus* Desm. über Malakka und die Großen Sundainseln.

Eine weitere Reduktion des Gebisses bis auf 38 ($\frac{3\,1\,4\,1}{3\,1\,4\,2}$) erfährt der waldbewohnende, kleine, brasilianische SPEOTHOS Lund (Icticyon Lund) *venaticus* Lund. mit kurzem, geradem Coecum.

Ganz isoliert steht der süd- und ostafrikanische OTOCYON Licht. da mit *O. megalotis* Desm., ein fuchsähnliches, großohriges, hochbeiniges Steppentier, das unter recenten heterodonten Monodelphia mit $\frac{3\,1\,4\,3\,(4)}{3\,1\,4\,4\,(5)} = 46—48$, ausnahmsweise 50, die höchste Zahl von Backenzähnen erreicht. Es sind kleine spitzige Zähne, geeignet zum Fang von Insecten (Heuschrecken), vermutlich erzielt durch sekundäre Vermehrung und nicht als primitiver Zustand zu beschauen.

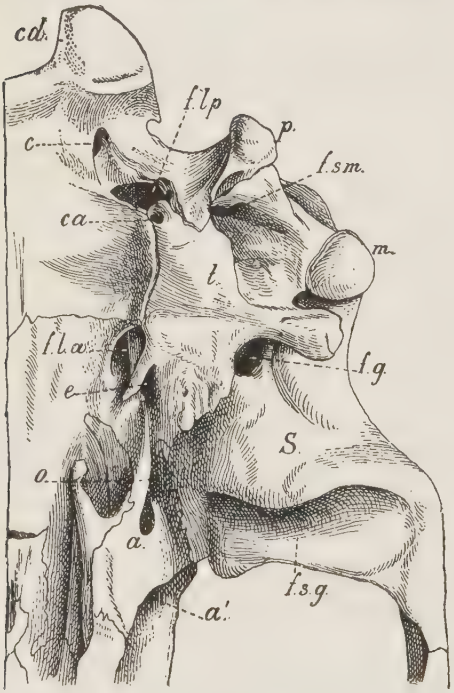


Fig. 203. Schädelbasis vom Bären. Nach Flower. *a a'* Canalis alisphenoideus; *c* Foramen condyloideum; *ca* Canalis caroticus; *cd* Condylus; *e* Eustachische Röhre; *fg* Foramen glenoideum; *fla* Foramen lacerum anterius; *flp* Foramen lacerum posterius; *fsg* Fossa glenoidea; *fsm* For. stylo-mastoideum; *m* Processus mastoideus; *o* For. ovale; *p* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *t* Tympanicum. $^4/_5$.

Bei der Frage nach der Phylogenie der Caniden haben wir uns zu erinnern, daß wir dieselben in die Unterfamilien der **Caninae** und **Cuoninae** verteilt haben mit Außerachtlassung des isoliert stehenden OTOCYON. Die gleiche Auffassung beherrscht die neuerliche Darlegung von Matthew über diese Phylogenie. Er geht aus von + **Miacidae**, denen wir später bei den + *Creodonta* begegnen werden. Einer der Stämme, der hieraus hervorging, die Unterfamilie der + **Amphicyoninae** bildend, hebt im europäischen Oligocän mit + AMPHICYON Lart. an und führt zu den Ursidae (s. d.). Die ältere Ansicht, namentlich von Filhol, daß + Amphicyon der Stammvater der heutigen Caniden sei, läßt sich heutzutage nicht mehr aufrecht erhalten; auch nicht in der abgeschwächten Auffassung von Boule, daß wenigstens die „Thooidea" aus ihm hervorgingen; die „Alopecoidea" aber aus + CYNODICTIS Brav. et Pomel, ein viverraartiges Tier, aus dem französischen Obereocän, das die Unterfamilie der + **Cynodictinae** repräsentiert. Nach Schlosser ist diese charakterisiert durch $\frac{2—3}{3}$ M, die oberen viel breiter als lang, meist mit Nebenhöckern; durch schlanke P mit Nebenzacken; Extremitäten mit 5 Digiti; Metapodien mit halbkugelförmiger distaler Gelenkfläche; Talus distal konvex; Humerus mit Foramen entepicondyloideum. Die anfänglich in dieser Reihe fehlende Verknöcherung der Bulla auditiva tritt

bereits bei +Nothocyon Wortman aus dem mittleren Oligocän Nord-Amerikas auf. Aus jüngeren Arten dieses Genus leitet Matthew über +Cynodesmus Scott und +Tomarctus Cope (+Tephrocyon Merriam), die modernen Caniden ab, jedoch nur unsere Caninae. Die Cuoninae dagegen sollen vom Oligocän ab einen Seitenzweig bilden, der an der Wurzel vielleicht mit den +Amphicyoninae zusammenhing, wahrscheinlich aber ebenfalls aus einer basalen +Nothocyon-Art hervorging und über dem miocänen +Temnocyon und jüngeren Geschlechtern zu Cuon, Speothos und Lycaon führte. Speothos und der verwandte +Palaeocyon Lund sind aus dem Plistocän Süd-Amerikas bekannt, ebenso wie Cuon und Lycaon aus dem Plistocän von Süd-Europa. In den ancestralen Formenkreis des letzteren gehört wahrscheinlich +Aelurodon Leidy aus dem nordamerikanischen Obermiocän, der von anderen zu den +Amphicyoninae gebracht wird.

5. Familie: Ursidae. - Die in unserer Tabelle kurz charakterisierten Bären sind gegenüber den Hunden ausgezeichnet durch robusten Körperbau, fast unsichtbaren Schwanz, kurze, runde Ohren und plantigrade, höchstens semiplantigrade Füße mit normaler Zehenzahl und tibialem Sesamknochen. Die nicht aufgeblähte, dreieckige Bulla auditiva hat einen nur kurzen knöchernen äußeren Gehörgang und ist weit getrennt vom Proc. postglenoideus, vom Proc. mastoideus und dem starken Proc. paroccipitalis. Entsprechend der omnivoren mehr oder weniger vegetabilischen Diät haben die M den Typus von Mahlzähnen mit niedrigen, gleichartigen, gestreckten nicht schneidenden Höckern. Reißzähne kaum ausgebildet.

Abseits steht Ailuropoda A. M. Edw. (*Ailuropus* A. M. Edw.) aus dem tibetanischen Hochgebirge, der Letztüberlebende einer Gruppe, die früher weitere Verbreitung hatte, wie der erst vor kurzem ausgestorbene +Aelureidopus Sm. Woodw. aus Burma und beider inniger Zusammenhang mit dem jungtertiären +Hyaenarctos Falc. and Cautl. beweist. Vielfach den Procyonidae, namentlich Ailurus angeschlossen, entfernt er sich — namentlich nach Bardenfleth (1913) — von diesen und bildet einen Seitenzweig der Bären mit $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 2}{3.\ 1.\ 3.\ 3}$ und großen P, von denen die 3 letzten zweiwurzelig sind. *Ae. melanoleucus* A. M. Edw., gelbweiß, Augenring, Ohren, Hinter- und Vorderfüße mit einem Schultergürtel schwarz; dokumentiert sich durch seine gewaltigen Mahlzähne als Fresser von zähen Vegetabilien. Nach Pocock ist auch der Bau der Fußsohlen essentiell ursin.

Die übrigen echten Bären bieten, dank auch der Variabilität von Schädel und Haarkleid, große taxonomische Schwierigkeiten. Früher unter Ursus L. vereinigt, bilden sie teilweise schlecht umgrenzte natürliche Gruppen, die noch neuerdings durch Pocock (1914) auf Grund der Fußstruktur zu 5 Gattungen erhoben wurden. Einige derselben sind als solche längst erkannt; andere sehr verschieden bewertet, von manchen höchstens als Untergattungen; durch andere wieder sind sie selbst noch vermehrt. Zu den sichergestellten Gattungen rechnen wir Melursus Meyer, der durch Anpassung an seine Nahrung von Insecten, Honig und Früchten in seinem Gebiß mit $\frac{2.\ 1.\ 4.\ 2}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ kleinen Zähnen die mittleren oberen I verloren hat, aber große bewegliche Lippen, vorstreckbare Zunge und weitere Spezialisierung erhielt. *M. ursinus* Shaw (labiatus Blainv.) von Vorder-Indien und Ceylon hat die Zehenballen bis zum distalen Ende verschmolzen, die Sohlen durchaus nackt. — Alle übrigen Bären haben die Zehenballen ge-

trennt und wenigstens den vertieften Zwischenraum zwischen ihnen und den Sohlenballen behaart. Die übrige Hand- und Fußsohle ist entweder unbehaart oder behaart. Ersteres hat statt bei HELARCTOS Horsf., dem kleinen, kurzhaarigen malayischen Bären *H. malayanus* Raffl. aus dem indomalayischen Gebiet; ein ganz überwiegender Pflanzenfresser und ausgezeichneter Kletterer mit ungeheuren Sichelkrallen, kurzem breiten Schädel, kurzen Ohren und langer Zunge. Gleiche Fußstruktur hat TREMARCTOS Gerv., der durch *Tr. thibetanus* F. Cuv. über das bewaldete südliche und zentrale Asien verbreitet ist. Seinen Namen Kragenbär verdankt er der scharf abgesetzten Verlängerung des Pelzes an Nacken und Schulter. *Tr. ornatus* F. Cuv. aus den Kordilleren vertritt die Bären in Süd-Amerika.

Die übrigen Bären gehören URSUS L. an. Sie haben die Palma (Fig. 204) hinter dem Sohlenballen behaart und die metacarpalen Ballen auf ein äußeres kleines Kissen reduziert. Als Untergattung EUARCTOS Gray werden die kleineren schwarzen Bären abgetrennt, die als *U.* (*E.*) *japonicus* Schleg. Ost-Asien und als *U.* (*E.*) *americanus* Pall., der bekannte Baribal, Nord-Amerika bewohnen. Sie haben eine spitzere, vom schmalen Hirnschädel nicht abgesetzte Schnauze. In zahlreichen Farbenvarietäten, worunter der zimmetfarbige *cinnamomeus* Baird die auffälligste ist, dehnen sich die amerikanischen Formen südwärts bis Columbia aus. Der typische Vertreter von URSUS L. mit 4 oberen P, die 3 vorderen klein, einwurzelig, häufig teilweise fehlend, ist *U. arctos* L. der braune Bär, ursprünglich im nördlichen bewaldeten kontinentalen Europa und Asien zu Hause. Er ist leicht zähmbar. Nach einer Trächtigkeit von ungefähr 6 Monaten werden meist 2 blinde, nackte Junge geboren, die reichlich die Größe einer Ratte haben. Die erhebliche Lebensdauer beweist eine Berner Bärin, die noch im 31. Jahre der Gefangenschaft Junge warf. Der braune Bär hat zahlreiche Verwandte in Asien und Nord-Amerika, über deren systematischen Wert die Ansichten sehr auseinandergehen und manchen Anlaß gaben zur Aufstellung zahlreicher Subgenera, Spezies, Subspezies, Varietäten mit bi- und trinären Namen. Sie gehören aber alle einer U. arctos-Gruppe an mit großen Backenzähnen, großem Höcker auf dem oberen Reißzahn, großem Talon auf dem letzten Molar, großem Intervall zwischen C und $P_{\overline{4}}$, in welchem beim jungen Tiere die 3 vorderen P sitzen. $P_{\overline{1}}$ sehr klein; $P_{\overline{4}}$ groß, meist mit 2 inneren Höckern, von denen einer vor, der andere hinter dem Haupt-(Außen-)höcker liegt [Lydekker]. Nach Busk soll der fossile U. arctos aus dem Plistocän Nord-Europas, der auch + *U. priscus* G. Cuv. genannt wird, dem nordamerikanischen U. (arctos) horribilis Ord., dem Grizzly-Bär, näher stehen als dem europäischen braunen Bär. Letzterer soll sich unterscheiden durch kürzere, gebogenere, schwärzere

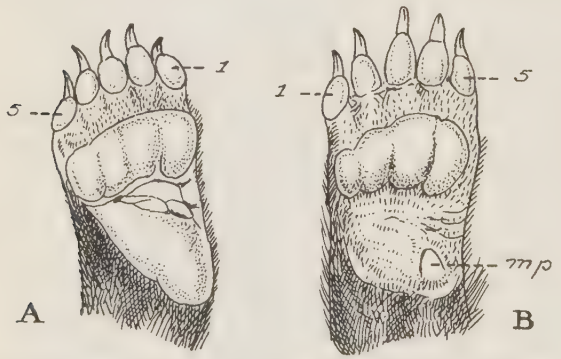


Fig. 204. Sohlenflächen von Ursus arctos. A Fuß, B Hand; *mp* metacarpaler Ballen. Nach R. J. Pocock.

Krallen mit schorfiger statt glatter Oberfläche; durch massiveren Schädel mit größerer Höhe der frontalen Region, die mehr abrupt ansteigt, so daß das dorsale Profil eine Konkavität hat; $P_{\frac{4}{4}}$ konisch, ohne gefurchten Talon, wie die Grizzlies. Vom braunen Bär ist durch die gefältelte Schmelzbedeckung der M, durch den kurzen $P_{\frac{4}{4}}$, dessen innere Höcker sehr groß sind, spezifisch zu trennen der große Höhlenbär + *U. spelaeus* Rosenm. Europas, der im Plistocän ausstarb[1]). Erscheinen somit die nordamerikanischen Bären *U. horribilis* Ord., *horriaeus* Baird., *Richardsoni* Reid usw. als Subspezies, so ist nach Lönnberg (1923) subgenerisch als MYLARCTOS Lönnb. der tibetanische Bär *U. pruinosus* Blyth (lagomyarius Sewerzow), ausgezeichnet durch sein schwarz und weißes Haarkleid, davon zu trennen durch seine sehr großen molariformen Zähne und abweichende Fußstruktur.

Der Arctosgruppe gehört unzweifelbar der Eisbär *U. maritimus* Desm. an. Zirkumpolar und guter Schwimmer, ist er am meisten von allen Bären auf carnivore Diät angewiesen. Dementsprechend sind die M verhältnismäßig klein, die I und C größer als bei Landbären; seine Fußsohlen fast vollständig behaart. Diese Merkmale seiner Lebensverhältnisse verdienen kaum ihn generisch als THALARCTOS Gray abzutrennen.

Hinsichtlich der Phylogenie der Bären ist zunächst festzustellen, daß mit ihrer heutigen Verbreitung die der fossilen Verwandten, soweit bisher bekannt, ungefähr zusammenfällt. Allerdings gehen die Ansichten über deren genealogische Bedeutung auseinander; auch treten unzweifelhafte Ursidae in der Neuen Welt erst im Plistocän auf, so daß ihr Ursprungsherd wohl in Eurasien lag. Nach Schlosser geschah ihre Entwicklung aus + CYNODON Aym., welcher der Unterfamilie der + **Cynodontinae** den Namen gab. Anfänglich auf Europa beschränkte kleine Tiere mit $\frac{2-1}{3-2}$ M, von denen die oberen je 2 konische Außenhöcker und großen Proto- und Metaconus hatten; $P^{\frac{4}{4}}$ mit großem, nach hinten verschobenem Innenhöcker, die übrigen P klein und einfach. Von diesen erloschen im Pliocän + CEPHALOGALE Jourd. (Oligocän) und + DINOCYON Jourd., die digitigrad waren. Der andere Zweig hebt mit + CYNODON an, der gespreizte Zehen hatte. Mit ihm ist verwandt + PARACYNODON Schloss., der nach Schlosser, durch Vergrößerung der M, vielleicht ein Vorläufer der Ursidae wurde. Zu diesen gehören sicher + URSAVUS Schloss. von Wolfsgröße aus dem deutschen und französischen Obermiocän und Pliocän und die verschiedenen Arten von + HYAENARCTOS Falc. u. Cautl., die im Pliocän Vorderindien und Europa, auch Kalifornien bewohnten und im Plistocän auch in China vorkamen. Von diesem Geschlecht leiteten wir oben AILUROPUS her. Matthew hält demgegenüber einen ancestralen Zusammenhang der Ursidae mit den + Amphicyonidae (s. o.) durch verschiedene Übergangsformen aus dem mittleren und jüngeren Tertiär für wahrscheinlich. Jedenfalls erleben die Ursidae nach Zahl, Körpergröße und Differenzierung in heutiger Zeit ihre Blüte.

6. Familie: PROCYONIDAE. Diese Familie mit den in der Tabelle angedeuteten Charakteren hängt an ihrer Wurzel mit den Ursidae zusammen, wie der bei den letzteren erwähnte Ailuropoda mit seinen gemischten Charakteren bezeugt. Diese entfernteren Ahnen sind unter den + Miacidae zu suchen. Ein jüngerer Vorfahre ist wohl der nordamerikanische oligocäne + PHLAOCYON Wortm. et Matth., während Teilhard in dem oligocänen europäischen + PACHYCYNODON

1) Vergl. hierzu die vielseitigen Ergebnisse der Funde in der Drachenhöhle bei Mixnitz nach O. Abel in Paläont. Zeitschr. VII, 1925.

Schloss. einen Vorfahren sieht. Die neueste taxonomische Behandlung, in dichotomischer Form, führte Pocock (1921) zur Annahme fast ebenso zahlreicher Unterfamilien als es Genera gibt. Diese sind auf Nord- und Südamerika beschränkt, mit Ausnahme von AILURUS F. Cuv., der mit *Ai. fulgens* F. Cuv. die Höhen des Himalaja bewohnt und durch dichten roten Pelz ausgezeichnet ist. Auch sonst steht das Genus abseits durch $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$, einigermaßen reduzierte I; P_1 klein oder fehlend (wie Potos); dreiwurzelige $P\frac{2-4}{---}$, $P\frac{4}{-}$ breiter als lang (wie Procyon) und multikuspidate M, in Anpassung an die vegetabilische Diät; durch vorhandenen Alisphenoidkanal, reduzierte Sohlenballen verborgen in der dichten Behaarung der Sohlen der bärenartig breiten Hände und Füße. Penis kurz, Praeputium dicht bei Scrotum. Dieses einzige altweltliche Genus hatte im Pliocän in + PARAILURUS Schloss. einen naheverwandten Vertreter in Europa, westlich bis England.

Bei allen übrigen sind die Krallen nicht retraktil, die Sohlenballen gewöhnlich unbehaart, Füße schlanker, Penis lang, sein Praeputium entfernt vom Scrotum, Alisphenoidkanal fehlt, $P\frac{2-3}{---}$ ein- bis zweiwurzelig, die Backenzähne weniger vielspitzig. Unter diesen amerikanischen Procyonidae weicht POTOS Geoffr. et Cuv. (Cercoleptes Ill.) ab durch nur $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}$, da $P\frac{1}{1}$ fehlt, M mit flacher Krone, sowie durch einen vollkommenen Greifschwanz. *P. flavus* Schreb. (caudivolvulus Pall.) ist denn auch ein arboricoler, hauptsächlich vegetarischer Bewohner der Urwälder Nord-Brasiliens, Perus bis Mexiko. Die übrigen haben 40 Zähne mit 4 P und höckerigen M, gestrecktem, meist geringeltem Schwanz. Des an Caniden erinnernden Gebisses wegen, in welchem auch P^4 und M_1 noch, nach Art der Reißzähne gut entwickelte Kämme haben, wurde der noch mehr carnivore BASSARISCUS Coues (Bassaris Licht.), von den südlichen Vereinigten Staaten und Mexiko, von Hollister (1915) zu einer eigenen Familie erhoben. BASSARICYON Allen von Zentral-Amerika erinnert im Habitus an Potos. Von den besser bekannten Genera ist NASUA Storr ausgezeichnet durch, namentlich im rostralen Teil, verlängerten Kopf mit aufwärts gekehrter, beweglicher Nase, woher die Coatis auch Nasenbären genannt werden. Die verschiedenen Arten dieser hauptsächlich arboricolen, omnivoren Tiere bewohnen Zentral- und tropisch Süd-Amerika. Hiervon unterscheiden sich die Waschbären, Racoons der Amerikaner, PROCYON Storr durch gedrungenen Bau, breiten kurzen Kopf mit spitzer Schnauze; bis zur Basis freien, beweglichen, zum Greifen geeigneten Digiti. Sie stimmen in Diät und Gebiß, sowie in der Verbreiterung der M durch Ausbildung einer hinteren Spitze auf dem Talon, mit Nasua überein, sie sind aber weniger arboricol. *Pr. lotor* L. in verschiedenen Unterarten von Canada bis Texas. In Zentral- und dem nördlichen Süd-Amerika vertritt ihn *Pr. cancrivorus* G. Cuv.

7. Familie: MUSTELIDAE. Es ist sehr fraglich, ob diese in unserer tabellarischen Übersicht diagnostizierte Familie eine genealogische Einheit bildet und ob nicht ein Teil derselben durch die + CYNODICTINAE an ihrer Wurzel mit den Canidae und Viverridae zusammenhängt; ein anderer, wie auch Schlosser will, durch die ausgestorbenen + **Stenoplesictinae** mit Mustela und deren nächste Verwandten. Unter den recenten Vertretern läßt sich in natürlicher Weise die Unterfamilie der **Lutrinae** abtrennen. Die Taxonomie der zahlreichen übrigen Genera bereitete von jeher große Schwierigkeiten. Es ist kaum eine Auflösung derselben, wenn Pocock sie neuerdings wieder in 13 Unterfamilien unterbringt und, ähnlich wie lange vor ihm Winge, eine

dichotomische Gruppierung derselben in erster Linie auf Eigentümlichkeiten der Bulla acustica basiert, die zum Teil hervorgerufen sind durch graduelle Verknöcherungen von Schleimhautfalten der Bulla, ohne prinzipielle Bedeutung (s. S. 305). Daneben fanden Gebiß, Fußstruktur u. a. Anwendung und lieferten viel Brauchbares. Der Übersichtlichkeit halber gebraucht unsere kurze Besprechung die alte Zweiteilung, wenn ihr auch Ungenügendes anklebt.

Die ursprüngliche Gebißformel, wie sie noch Martes u. v. a. zeigen, ist $\frac{1\,2\,3\cdot 1\cdot 1\,2\,3\,4\cdot 1\cdot}{1\,2\,3\cdot 1\cdot 1\,2\,3\,4\cdot 1\,2}$; gewöhnlich fehlt aber $P\,\frac{1}{1}$; die Reduktion ergreift dann $M\frac{2}{2}$ und führt bei *Conepatus* zu $\frac{3\,4\cdot 1\cdot}{3\,4\cdot 1\,2}$, bei *Lyncodon* und *Poecilogale* gar nur zu $\frac{3\,4\cdot 1}{3\,4\cdot 1}$ Backenzähnen. Nach ihrem Bau unterscheiden wir:

A. Unterfamilie: **Mustelinae.** $P\frac{4}{1}$ lang, gestreckt, mit kleinem, schmalem Talon, ebenso wie $M\frac{1}{1}$ mit schneidendem Kamm. Hand und Fuß, mit einer Ausnahme, digitigrad und kursorial, mit kurzen, teilweise verbundenen Digiti und kurzen scharfen Krallen. Charakter der Raubtiere und deren Nahrungsweise noch in verschiedenem Grade bewahrt.

1. *Mustelini.* In dieser Abteilung, die über die nördliche Hemisphäre bis Nord-Afrika, den Indischen Archipel und das nördliche Süd-Amerika verbreitet ist, bilden Iltis, Hermelin, Wiesel und Verwandte eine eigene Gruppe, welche $P\frac{4}{1}$ verlor und eine durch spongiöse Zellen, die mit den Mastoidzellen kommunizieren, dickwandige Bulla hat. Der Genusname Mustela L., in ursprünglicher Fassung auch Martes umfassend, ist heute nur für die 3 ebengenannten in Gebrauch; von manchen nur noch für Hermelin und Wiesel. Von letzteren unterscheidet sich *Mustela* (Putorius Cuv. [Foetorius K. und Blas.]) *putorius* L., Iltis, durch Größe, buschigen Schwanz, teilweise verschmolzene Sohlenballen, dreieckige Bulla und größte Verengerung der Frontalia in der hinteren Schädelhälfte. Bauchseite dunkler als die dunkelbraune Rumpfseite. Die großen Analdrüsen sind befähigt, ihr stinkendes Sekret zur Verteidigung auszuspritzen. Raubt bei Nacht kleine Vertebraten; nach einer Tragezeit von ungefähr 2 Monaten wirft er 3—8 blinde Jungen. Sie lassen sich zur Kaninchenjagd abrichten, ebenso wie der als Frettchen (*P. furo* L.) bekannte domestizierte Albino. Ist nach Miller verwandt mit dem asiatischen *P. eversmanni* Lesson. — Durch nicht dreieckige Bulla, größte Verengerung der Frontalia in der vorderen Schädelhälfte, sowie Selbständigkeit aller Sohlenballen unterscheiden sich die übrigen Mustela-Arten. An Iltis erinnert noch durch Statur und buschigen Schwanz Lutreola Wagner (Vison Gray). *M.* (L.) *lutreola* L., Nörz, mit Ausnahme von West-Europa in der nördlichen Hemisphäre von Ost-Deutschland ab; ist im Haarkleid an aquatile Lebensweise angepaßt, ihr entspricht die Ernährung durch Wassertiere, wie Krebse und Frösche. *M.* (Ictis Kaup, Gale Wagner) *erminea* L., das Hermelin, mit weißem Winterpelz, das Schwanzende ausgedehnt schwarz. *M.* (I.) *nivalis* L. (vulgaris Erxleb.), das Wiesel, nur selten im Winter ganz weiß, sonst oben braunrot, meist ohne Schwanzpinsel mit schwarzen Haaren. Ernährt sich von kleinen Vertebraten und Eiern; paart sich im März und wirft Ende Mai 4—7 blinde Junge in Erdlöchern. Beide in Europa und Asien von den arktischen Küsten, das Hermelin bis Pyrenäen und Alpen, das Wiesel bis ins mediterrane Gebiet. — Vormela W. Blas. Von Süd-Europa bis Zentral-China, ist bis Ungarn durch *V. peregusna* Güldenst. (sarmatica Pall.), mit gelben Flecken auf braunem Pelz, vertreten. Der früher mit Mustela vereinigte Martes

Pinel besitzt noch $P\frac{1}{1}$ und eine dünnwandige Bulla. In West-Europa unterscheiden wir *M. martes* (L.), den Baummarder, ein guter Kletterer, dessen als „Edelmarder" geschätzter Pelz gelblichbraun ist mit rotgelbem Brustfleck. $P\frac{3}{-}$ mit konkavem Außenrand, seine Breite gleich der Länge des Außenrandes des oberen Reißzahns. — Beim Steinmarder *M. foina* L. ist der Außenrand des oberen Reißzahns länger und der Außenrand von $P\frac{3}{-}$ konvex, der Pelz graubraun mit weißlichem Brustfleck. Paarung Ende Februar, welche etwa 2 Monate später 3—5 Junge liefert. *M. zibellina* L., dessen Winterpelz den Zobel liefert, dehnte ursprünglich sein Wohngebiet von Skandinavien bis Kamschatka aus.

Mit Martes verwandt ist Gulo Storr, der Vielfraß, mit schwerem Gebiß, breiten Backenzähnen, robuster Statur mit kurzen Gliedern, kurzem Schwanz, Neigung zu Plantigradie. Im arktischen und subarktischen Europa *G. gulo* L., in Nord-Amerika *G. luscus* L.

Die bisher genannten Mustelini zeichnen sich gegenüber den weiterhin zu erwähnenden dadurch aus, daß die Spannhaut zwischen den Digiti behaart ist. Aus Zentral- und tropisch Süd-Amerika nennen wir Tayra Oken (Galera Gray) und Grison Oken, die früher unrichtigerweise als *Galictis* Bell vereinigt wurden. Aus Afrika und West-Asien Ictonyx Kaup (Zorilla Is. Geoffr.), der in seinem weißgestreiften Kleid und durch die Reduktion der Backenzähne auf $\frac{3 \cdot}{3\,(4)}$ an die amerikanischen Stinktiere erinnert, mit denen er auch den gleichen Gebrauch seiner Stinkdrüsen gemein hat. Durch noch weitergehende Reduktion der Backenzähne bis auf $\frac{2}{3}$ zeichnet sich der patagonische Lyncodon Gerv. aus.

2. *Mellivorini.* Als zweite Gruppe der Mustelinae verdient der afrikanische Mellivora Storr. *M. ratel* Sparrm., Honigdachs, hervorgehoben zu werden, da er durch seine fossorialen, plantigraden Extremitäten, niedergedrückten Körper mit breitem Rücken durchaus an die Dachse erinnert und denn auch ihnen zugerechnet wurde, aber durch Gebiß und Schädel sich unterscheidet.

B. Unterfamilie **Melinae.** $P\frac{4}{-}$ kurz, mit verbreitertem, meist verdoppeltem Talon. Die schneidende Kante tritt auch in $M\frac{1}{-}$ zurück, der verbreitert ist und von eigener Form. Hand und Fuß plantigrad bis semiplantigrad, verlängert und verbreitert mit Grabkrallen. 1. *Helictidini.* Südostasiatische nur wenig ausgesprochen fossoriale Tiere mit langem Schwanz, die in Helictis Gray von den übrigen Melinae sich unterscheiden durch $M\frac{1}{-}$ mit nur wenig verbreitertem Talon, durch vollständigere Backenzahnreihe $(\frac{1\,2\,3\,4\,1\,\cdot}{1\,2\,3\,4\,1\,2})$ und nach Winge durch ein vollständiges Septum, das die Bulla in zwei fast gleiche Hälften teilt. 2. *Melini.* Demgegenüber ist bei diesen die Grabfunktion ausgebildet, $M\frac{1}{-}$ mit verbreitertem Talon, wenigstens $P\frac{1}{1}$ kann fehlen. Körper mehr oder weniger niedergedrückt mit breitem Rücken und meist kurzem Schwanz. Der einzige europäische Vertreter ist Meles Briss. In *M. meles* L. (M. taxus Blas.), der Dachs, über das ganze nicht-arktische Europa verbreitet; $P\frac{1}{1}$ sehr klein, oft hinfällig; Haare der Oberseite schwarz und weiß geringelt, Unterseite und Beine schwarz. Nächtliches omnivores Raubtier, das im selbstgegrabenen Baue lebt; im Februar, nach 11 Monaten Trächtigkeit, 3—5 blinde, nackte Junge wirft. In Südost-Asien der verwandte Arctonyx F. Cuv. mit beweglicher rüsselartiger Schnauze. Der Dachs wird in Nord-Amerika nur biologisch durch Taxidea Waterh. vertreten, da namentlich Pocock (1920)

nachwies, daß die Übereinstimmung nur adaptiver Art ist mit Unterschieden im Gebiß und äußerem Bau. — MYDAUS F. Cuv. von den Großen Sundainseln und Philippinen enthält 2 Arten mit rüsselförmig verlängertem Rhinarium mit langem Philtrum; Stummelschwanz und großen Analdrüsen mit starkem Kompressor, der sie befähigt, ihr Sekret zur Verteidigung auszuspritzen. Höchste Vollkommenheit erreicht dieser Apparat bei den „Stinktieren" MEPHITIS Cuv. von Nord-Amerika, wo er als Skunk gefürchtet ist. In Süd-Amerika CONEPATUS Gray, mit nur $\frac{2.1}{3.2}$ Backenzähnen, und SPILOGALE Gray im südlichen Nord-Amerika.

3. Unterfamilie: **Lutrinae.** An das Wasserleben so vollständig angepaßte sarkophage Raubtiere, daß die Schwimmbewegung durch Bewegung von Rumpf und muskulösem Schwanz geschieht und nicht durch die Hinterfüße, die namentlich zur Steuerung gebraucht werden und dementsprechend transformiert und stets größer sind als die Vorderfüße. Die Schwimmhäute sind demgemäß oft kleiner als die Spannhäute der terrestren Mustelidae. Krallen stumpf, zuweilen nur in Spuren oder ganz fehlend (Amblonyx, Aonyx). Haarkleid weich, dicht, für Wasser nicht durchdringbar. Ohren kurz, verschließbar. Gebiß meist $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{1}{2}$, erinnert durch breite Backenzähne — P^4 kurz mit breitem Talon — an Melinae. Sie fehlen nur in Australien, Madagaskar, den Pazifischen Inseln und im arktischen und antarktischen Gebiet. Sie zerfallen nach den neueren Untersuchungen von Pohle und Luthe in 2 Zweige. Der Prototyp des einen ist LUTRA L., in zahlreichen Arten über die Erde verbreitet, die neuerdings in verschiedenen Subgenera wie LUTROGALE Gray (Vorder- und Hinter-Indien, Sumatra), PTERONURA Lesson (Brasilien) und andere untergebracht sind. In Europa, Asien, Nord-Afrika kommt *L. lutra* L. (L. vulgaris Erxl.), die Fischotter vor. M^1 fast rhombisch, Schwanz über halbe Körperlänge, ernährt sich hauptsächlich von Fischen, auch von Fröschen und Krebsen; wirft nach 9 Wochen Trächtigkeit 2—4 blinde Junge in einem Uferbau. Der primitivste Vertreter dieses Zweiges ist nach Schädel- und Fußstruktur der recente *L. lovii* Gthr. — Der andere Zweig hebt mit †POTAMOTHERIUM E. Geoffr. aus dem Oligocän von Europa und Nord-Amerika an. Er besitzt noch $M\frac{2}{2}$, umfaßt den ostasiatischen AMBLONYX Rafin., den afrikanischen AONYX Less. und kulminiert in LATAX Gray (Enhydra Flem.). *L. lutris* L., der marine Seeotter von den Küsten des nordpazifischen Ozeans, wo er des kostbaren Pelzes wegen gejagt wird, hat sich am meisten als Schwimmtier entwickelt und ist fast unfähig zu ausgedehnter Bewegung auf dem Lande. In den großen Schwimmfüßen ist Zehe V länger als III und IV; der Schwanz verkürzt; Gebiß reduziert auf $I\frac{3}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{1}{2}$.

Vorgeschichte der Carnivora Fissipedia.

Die paläontologische Forschung hat im Laufe der Jahre eine große Reihe von ausgestorbenen Carnivora kennen gelehrt, die teils als Zwischenformen verschiedene unserer heutigen Abteilungen, die jetzt getrennt erscheinen, verbinden, teils Licht werfen auf die Vorgeschichte derselben. Verschiedene derselben fanden oben schon Erwähnung, insofern sie mit einiger Sicherheit der Vorfahrenreihe heutiger Familien angehören oder sich als Angehörige der letzteren nachweisen lassen. Andere erheischen Besprechung im Lichte der neueren Forschungen, namentlich über die ausgestorbene Unterordnung der †**Creodonta,** die im Eocän die Rolle der heutigen Carni-

vora vera vertraten. Diese heben an mit den ausgezeichneten Vorarbeiten von Cope, Scott, Osborn, Wortman, Schlosser, Filhol, Gaudry, Winge u. a. und erfuhren in neuerer Zeit durch die maßgebenden Untersuchungen von Matthew und die theoretischen Überlegungen von Gregory weitgehende Bereicherung. Auf dieser Basis ruht die folgende Skizze.

Die +**Creodonta** Cope waren in ihrer ursprünglichen Form kleine bis mittelgroße, plumpe, kurzbeinige, semiplantigrade oder digitigrade, unguikulate, carnivore oder omnivore Säuger mit großem Schädel mit Sagittalkamm, stark ausgebildetem Schnauzenteil, aber kleiner, durchaus von den Parietalia bedeckter Hirnhöhle für das kleine, schmale, makrosmatische Gehirn mit unbedecktem Cerebellum und glatten, höchstens mit einer Furche versehenen Hemisphären. Tympanicum ringförmig, Bulla tympani nicht verknöchert. Orbitae in weiter Verbindung mit der Temporalgrube; der Schädel zwischen ihnen eingeschnürt; Lacrymale mit ausgedehntem facialen Teil. Füße klein, Digiti V—V, gespreizt, Pollex und Hallux nicht opponierbar, Nagelphalangen komprimiert, gespalten oder nicht oder abgeflacht und gespalten. Clavicula vorhanden. Humerus mit Foramen entepicondyloideum. Scaphoid und Lunatum getrennt; Centrale carpi frei oder mit Scaphoid verbunden. Meist ein Trochanter tertius. Fibula stark, kann mit Calcaneus artikulieren. Gebiß mit vollständigem, spätem Zahnwechsel; ursprünglich $\frac{3.\,1.\,4.\,3}{3.\,1.\,4.\,3}$, C und P gut ausgebildet, M gleichartig, der letztere oft ein Querzahn. Jeweilig können I auf $\frac{2}{2}$, P auf $\frac{3}{3}$, M auf $\frac{2}{2}$ reduziert sein.

Diese Diagnose unterliegt Ausnahmen, namentlich auch im weiteren Verlauf der Entwicklung dieses Stammes. So können Scaphoid, Lunatum und Centrale bei +*Vulpavus* und +*Hyaenodon* verschmelzen; kann die Zahl der Digiti auf IV—IV zurückgehen durch Rückbildung von Pollex und Hallux bei +Mesonychidae, welche sich zu schnellem Lauf spezialisierten, wobei die Fußstruktur, die sonst mesaxonisch ist, sich in artiodaktyler Richtung differenzierte mit Abflachung der gespaltenen Nagelphalangen.

Die +Creodonta treten im Paläocän auf. Die +Hyaenodontidae und +Miacidae zuerst allein in Nord-Amerika; die übrigen Familien gleichzeitig in Europa und Nord-Amerika. Die +Oxyclaenidae und +Arctocyonidae starben bereits im Untereocän aus. Die übrigen Familien erhielten sich bis zum Obereocän, nur von den +Hyaenodontidae einzelne Arten bis ins Untermiocän in Asien und Ägypten, sämtlich ohne Nachkommen zu hinterlassen. Es waren, um mit Schlosser zu reden, +Creodonta inadaptiva gegenüber den +Cr. adaptiva. Nur letztere: die +Miacidae, waren der Modernisierung und des Fortschrittes fähig, der sie in den Carnivora vera bis zum heutigen Tage fortleben ließ. Die Grenze zwischen diesen eocänen Vorfahren und den Fissipedia, wird daher zum Teil eine verwischte und abhängig von persönlicher Auffassung. So war seinerzeit Wortman der Ansicht, daß im Oligocän die +Creodonta

mehr und mehr die Merkmale annehmen, die eben die Carnivora kennzeichnen, z. B. verschmolzenes Scapho-lunatum, furchenreichere Großhirnhemisphären. Er vereinigte daher einen Teil der +Creodonta mit den Carnivora Fissipedia zu seinen Carnassidentia. Winge spricht überhaupt nicht mehr von Creodonta, sondern nur von Carnivora primitiva und C. vera und rechnet zu ersteren die Formen mit drei gleichartigen unteren Molaren. Unsere Kenntnis ist seitdem erheblich vertieft. Nach Schlossers Arbeiten, jüngsthin namentlich durch Matthews glänzende Studien von 1909, dessen Taxonomie in ihrer kurzen revidierten Form von 1915 wir hier folgen. Danach stehen an der Wurzel der adaptiven, zu den Fissipedia führenden Formen die „Primitiven Creodonta" oder der:

1. Tribus: +**Procreodi** Matth. $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$. Ohne Reißzähne, die oberen M trituberkulär, die unteren tuberkulo-sektorial, mit scharfen, eckigen Höckern, Nagelphalangen komprimiert, gespalten oder nicht, aber nicht abgeflacht.

Hierher gehören die paläocänen und untereocänen +Oxyclaenidae Scott.: kleinere nordamerikanische Raubtiere, die durch +*Arctocyonides* Lem. in Frankreich vertreten waren.

Ihnen verwandt ist die ungefähr gleichalterige omnivore oder frugivore Reihe der +Arctocyonidae Gerv. Wie der Name besagt, sind es größere Tiere, die an Bären erinnern durch den schweren Jochbogen und die subquadratischen oberen M, von denen M^3 kaum kleiner ist, mit niedrigen, fast gleichen Höckern; P vereinfacht; Scaphoid und Centrale vereinigt. Im europäischen +*Arctocyon* Blv. haben die oberen M 5—6 Höcker, im nordamerikanischen +*Claeonodon* Scott nur 3. Die Ähnlichkeiten mit den Ursidae sind vermutlich nur konvergenter Natur; sie sind früh eingetretene Spezialisierungen primitiver +Creodonta, die noch kein Reißzahngebiß erworben hatten.

2. Tribus: +**Eucreodi** Matth. P^4 und M_1 als Reißzähne entwickelt, die dahinter gelegenen Zähne mehr oder weniger tuberkulär. Nagelphalangen komprimiert, nicht gespalten, nicht abgeflacht. — Diese *adaptiven* Creodonta Schlossers entsprechen den +Miacidae Cope und verdienen unser volles Interesse, da sie in den heutigen Carnivora sich fortsetzen und als deren Vorfahren zu gelten haben. Dazu qualifiziert sie auch ihre Gabe der Differenzierung und Anpassung an carnivore, omnivore und frugivore Diät, in der Richtung der verschiedenen Stämme der heutigen Carnivora. Die Familie der +Miacidae ist daher eine polymorphe, die außer durch die obengenannten Merkmale der Eucreodi charakterisiert ist durch einen Humerus mit Foramen entepicondyloideum; meistens getrenntes Scaphoid, Centrale und Lunatum; V—V Digiti, die mehr oder weniger paraxonisch sind; Trochanter tertius vorhanden. Gehirn überragt an Größe das der übrigen Creodonta. Wir unterscheiden zunächst mit Matthew die

1. Unterfamilie: **Viverravinae** Matth. $M\frac{3}{3}$ oval verlängert; vordere äußere Spitze von P^4 vorspringend; digitigrad, Calcaneus mit Gelenkfläche für Fibula; Talus mit schmalem, schrägem Kopf, seine Trochlea ausgehöhlt, mit innerem und äußerem Kiel; Schädel verlängert. Die untereocänen Genera +*Didymictis* Cope mit großen Arten und +*Viverravus* Marsh, mit carnivorer Bezahnung aber tuberkulären M, dürfen als die entfernten Ahnen der Viverridae gelten, die ja oben die trituberkulären M. bewahrten.

2. Unterfamilie **Miacinae** Matth. $M\frac{3}{3}$. Vordere äußere Spitze von $P\frac{4}{4}$ schwach oder fehlend. Plantigrad mit gespreizten Digiti; Calcaneus ohne fibulare Gelenkfläche, Talus mit breitem flachen Kopf, seine Trochlea flach ohne inneren Kiel. Schädel kurz oder mäßig verlängert. Von hier untergebrachten Genera nennen wir das genealogisch wichtigste +*Miacis* Cope, das uns später noch beschäftigen wird. Ursprünglich ist es ausgezeichnet durch die gut ausgebildeten Reißzähne $P\frac{4}{4}$ und $M\frac{1}{1}$ und die geringe Größe von M_2, M_3 und von Talon M_1. Es ist ein zentrales Genus, das im jüngeren Eocän divergiert. — Vielleicht entwickelte sich aus ihm der frugivore Zweig, der mit +*Vulpavus* Marsh anhebt und sich in +*Palaearctonix* Matth. fortsetzt, welcher durch seine reduzierten P und seine großen oblongen flachen M an Potos (Cercoleptes) erinnert.

Die nun folgenden +Creodonta inadaptiva enthalten zunächst den

3. Tribus: **Acerodi** ohne Reißzähne, sowie mit gespaltenen und abgeflachten Nagelphalangen. Ihm gehört die Familie +Mesonychidae Cope an. $M\frac{3}{3}\frac{2}{3}$, die oberen trituberkulär, die unteren tuberkulo-sektorial oder trikonodont. Die Spitzen sind aber stumpf und erleiden starke Usur durch die unbekannte Nahrung. Sie kann kaum eine Fleischnahrung gewesen sein wegen des Mangels an Scheerenzähnen. Nach Matthew waren die langen, schlanken, schwachen Kiefer ungeeignet zum Zermahlen von Knochen, ebensowenig haben sie den Charakter eines omnivoren oder frugivoren Gebisses. Auffallend ist dabei, daß, während +*Dissacus* Cope noch 5 komplette Digiti besaß, bei +*Mesonyx* Cope und +*Pachyaena* Cope, die bis Bärengröße erreichten, die Fußstruktur eine paraxonische wird durch Reduktion oder Fehlen des 1. Fingers und auf schnellen Lauf weist und dem Typus der Artiodactyla sich nähert, was aber wohl nur ein Parallelismus ist ohne auf, wenn auch sehr entfernte, Blutsverwandtschaft zu weisen.

Fig. 205. +Vulpavus profectus. Unteres Mitteleocän. $^1/_4$ nat. Gr. Nach Matthew.

Den inadaptiven Creodonta gehört ferner an:

4. Tribus: **Pseudocreodi** mit gespaltenen, komprimierten Nagelphalangen, M^1 und $M\frac{}{2}$ oder M^2 und $M\frac{}{3}$ zu Reißzähnen ausgebildet. Hand und Fuß mesaxonisch, Calcaneus mit fibularer Gelenkfläche. Sie zerfallen in 2 Familien. Von diesen hat die

1. Fam. Oxyaenidae Matth. $M\frac{1}{1}$ zu Reißzähnen ausgebildet, M_3 fehlt. In den primitiveren kleinen Genera sind die M noch tuberkulo-sekorital. Differenzierung führt zu den größeren Genera mit kurzer Schnauze und kräftigen Zähnen, wie +*Palaeonictis* Blv., der früher als Ahne der Felidae galt, und zu +*Patriofelis* Leidy, in welchem Wortman den Ahnen der Pinnipedia sah. Nach Matthew sind aber die +Oxyaenidae ohne genealogische Bedeutung.

2. Fam. Hyaenodontidae Cope. $M\frac{3-2}{3}$, $M\frac{2}{3}$ als Reißzahn ausgebildet, M^2 quergestellt. Füße mesaxonisch mit stumpfen Krallen und verschiedenen Graden von Anpassung an schnellen Lauf, vereinzelt auch an amphibiotisches Leben.

In der Unterfamilie der **Proviverrinae** sind von den $\frac{3}{3}M$ die oberen trituberkulär, die unteren tuberkulo-sektorial. Es waren schlanke, viverra-

artige Tiere, aber ohne genetisch Beziehungen zu den Viverridae; sie entlehnen ihren Namen der europäischen mitteleocänen +*Proviverra* Rütim. Meist kleine Tiere bis zu Hundegröße, erreichen sie in einzelnen Arten von +*Sinopa* Leidy aus dem nordamerikanischen Mitteleocän bedeutende Größe.

Die Unterfamilie +**Hyaenodontinae** hat stark-sektoriale M, die oben auf 2 reduziert sein können, und spezialisierte Reißzähne, plumpen Körper und vielfach an schnellen Lauf angepaßte Extremitäten, wobei Digitus I zurückgebildet sein kann, wie in +*Hyaenodon* Laiz. et Par., Dieser tritt in Europa bereits im Untereocän, in Nord-Amerika im Oligocän auf, wobei er es bis zu belangreicher Größe bringt und insofern Modernisierung erfährt, als Lunatum, Scaphoid und Centrale verschmelzen und die Bulla tympani verknöchern kann. Die +Hyaenodontinae erreichen in ihren jüngeren Formen, wie +*Pterodon* Blv. aus Europa, Nord-Amerika und Nord-Afrika, der sich in Hinterindien bis ins Untermiocän erhielt, bis Tigergröße. Bis ins Untermiocän lebte in Ost-Afrika auch +*Apterodon* Fisch., sonst bekannt aus dem Oligocän von Europa und Nord-Afrika. Er fällt auf durch seinen langen flachen Schädel, der nach Abel an die ältesten bekannten Cetaceen

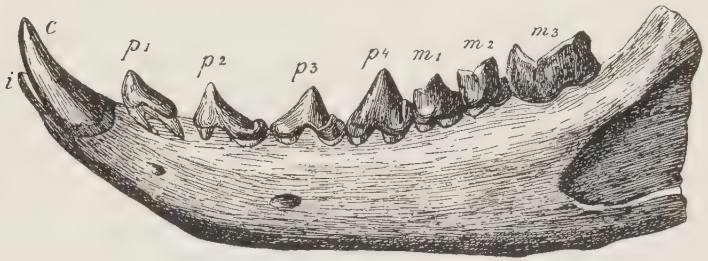


Fig. 206. Linker Unterkiefer von +Hyaenodon leptorhynchus. $^9/_{10}$ nat. Gr. Nach Gaudry.

erinnert (s. 396). Vielleicht, daß aus einem seiner eocänen Vorfahren die Cetaceen hervorgingen.

Fragen wir nach der Herkunft der +Creodonta, so taucht immer wieder die Neigung auf, sie mit den polyprotodonten Marsupialia in verwandtschaftlichen Zusammenhang zu bringen. Mit diesen haben sie allerdings Merkmale gemein, dies sind aber solche, die wohl allen paläocänen Säugern eigen waren. Demgegenüber hat aber namentlich Gregory als tiefgehende Unterschiede von den zeitgenössischen Marsupialia hervorgehoben: die Zusammensetzung des Gebisses und das vollständige Milchgebiß, der nicht eingebogene Angulus mandibulae; fehlende Beutelknochen; selbständige Foramina optica; vorhandenen Alisphenoidkanal; Unterschiede im Orbito- und Alisphenoid; gut entwickelten Hals des Talus u. a. m. Er kommt, wie vor ihm Winge, zur Annahme eines Zusammenhanges der +Creodonta mit den Insectivora und schließt auf beider Ursprung von mesozoischen kleinen, semiarboricolen Placentalia mit vollständigem diphyodontem Gebiß mit der Formel $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ mit kleinen trituberkulären, einfachen P, kleinen C und die Incisiven vermutlich in jederseits konvergierenden Querreihen. Sie spalteten sich vor dem Anfang des Tertiärs in die Insectivora und in die größeren +Creodonta, welche sarkodonte Diät, Raubtiercharakter und deren Struktur annahmen.

Unsere obige taxonomische Skizze lehrt, daß diese †Creodonta im Laufe des Eocäns in verschiedener Weise sich morphologisch und biologisch differenzierten. Daß sie wiederholt Anläufe nahmen, sich in der Richtung der Carnivora zu differenzieren, darauf weist, daß ausnahmsweise hier und da Scaphoid und Lunatum verschmolzen, auch Scaphoid und Centrale, daß die Bulla tympani verknöcherte, daß verschiedene Versuche gemacht wurden, einen oberen und unteren M zu Reißzahn-Antagonisten auszubilden.

Auch der Habitus ahmte vielfach den heutiger Carnivora täuschend nach; häufig wohl neben entsprechender sarkophager, ossifrager, omnivorer, frugivorer Diät. Diese Versuche blieben aber offenbar strukturell defektiv und krankten an der stationär bleibenden niedrigen Entwicklung des Großhirns. Als inadaptive Formen starben sie früher oder später aus. Nur die †Miacidae bildeten P^4 und M_1 zu Reißzähnen aus, also an der funktionell günstigsten Stelle in den Kiefern und hatten in ihren jüngeren Mitgliedern die Begabung rascher progressiver Ausbildung des Gehirns. Auf Basis dieser adaptiven Modernisierung konnten sich posteocän die Carnivora aufbauen und differenzieren zu den zahlreichen Geschlechtern und Arten, die heute die Erde bevölkern.

Die Vorgeschichte der 7 Familien der Fissipedia kann hier nur gestreift werden. Von ihnen erscheinen zuerst die Canidae, und zwar im Obereocän von Nord-Amerika und Europa. Daß die weiteren Familien, und zwar die Felidae und Mustelidae im Oligocän, die übrigen erst im Miocän erscheinen, weist auf einen Hiat in unserer derzeitigen Kenntnis. Das Auftreten der Canidae hatte also statt vor dem Aussterben der letzten †Hyaenodontidae und gleichzeitig mit dem Ende der †Miacidae.

Auf S. 328 wurde bereits die Genealogie der Canidae von †*Miacis* abgeleitet. Wir unterschieden dabei mit Matthew 2 Stämme. Der eine hebt mit Formen an mit großer verknöcherter Bulla tympani, wie sie der mitteloligocäne †*Nothocyon* Wortm. aufweist, der als Ahne der Canidae angesprochen wurde. Der andere Stamm, als †Amphicyoninae zusammengefaßt, beginnt mit †*Daphaenus* Leidy in gleichem Horizon wie †*Nothocyon*, aber mit kleiner Bulla tympani, die sich kaudalwärts nicht über den Proc. tympanicus hinaus erstreckt und das For. lacerum posterius nicht erreicht; ein langer Meatus auditivus osseus ist vorhanden; der Talon von M^1 kammförmig, nicht zweispitzig; Humerus mit For. entepicondyloideum; Talus kurz und breit mit breiter Trochlea; Schwanz lang und dick. †Daphaenus leitet zu †*Amphicyon* Lartet, der aus dem französischen Oligocän und weiterhin aus dem Miocän Europas, Nord-Amerikas bis zum Pliocän Vorder-Indiens bekannt ist. In der Reihe der †Amphicyoninae hatte starke progressive Vergrößerung der M, Rückbildung der P und der Reißzähne statt. Dieser Veränderung in der Richtung der Ursidae entspricht aber nicht die Fußstruktur der †Amphicyoninae. Es sei denn, daß der Unterschied überbrückt wird durch †*Hyaenarctos* Falc. et Cautl. aus dem Pliocän von Europa und Vorder-Indien und auch aus dem Oberpliocän von China und Californien, dessen Fußstruktur aber nicht genügend bekannt ist.

Im Gegensatz zur Herleitung der Ursidae aus †Amphicyon oder verwandten jungtertiären Geschlechtern, steht die ältere Ansicht von Schlosser und Boule, daß sie von europäischen †Cynodonten abstammen. Boule leitet ihren Stammbaum weiter über †*Ursavus* Schloss. aus dem europäischen Obermiocän, als direkten Vorfahren der Bären, während aus †*Hyaenarctos*, neben dem recenten Ailuropoda (Ailuropus) †*Arctodus* Leidy (Arcto-

therium Brav.) hervorging. Nach Matthew ist aber +Arctodus, der wohl von +Ursavus abstammt, ein echter Bär, eine Ansicht, die auch Schlosser teilt. Übrigens wurde bereits auf S. 331 über die unsichere Vorgeschichte der Ursidae gehandelt und eben dort deren Zusammenhang mit den Procyonidae erwähnt. Durchaus unsicher ist auch die Genealogie der Mustelidae. Auf S. 332 wurde bereits angedeutet, daß sie nach Schlosser teils auf **+Viverravinae,** teils auf +Cynodontinae zurückgeht.

Bezüglich des Ahnen der recenten Felidae wurde schon auf S. 317 ins Licht gestellt, daß Matthew ihn im oligocänen und untermiocänen nordamerikanischen +*Dinictis* Leidy erblickt. Seine wichtige Darlegung bliebe aber unvollständig, wenn sie nur den einen Stamm der ursprünglichen Felidae berücksichtigte, welcher als Felinae vom oligocänen +*Dinictis* über +*Nimravus* Cope und +*Pseudaelurus* Gerv. zu den heutigen Felidae führt, von denen *Felis* L. im weiteren Sinne zuerst im unteren Pliocän in die Erscheinung tritt. Parallel hierzu erscheint nämlich im gleichen Horizon der Stamm der +Machairodontinae. Früher hielt man ihn für einen Seitenzweig aus dem miocänen +*Nimravus*, der sich als +*Machairodus* Kaup bis ins Plistocän erhielt, unter Reduktion der Backenzähne bis auf $P\frac{1}{2}$ $M\frac{1}{1}$, sowie progressiver Entwicklung der häufig fein gezähnelten ungeheuren oberen Canini. Diese Exzeßbildung ließ es fraglich erscheinen, wie diese tigergroßen Katzen sich ernähren konnten (I, S. 238). Nach Matthew gestattete aber der Bau des Kiefergelenkes, den Unterkiefer um 150° zu drehen, damit in vertikale Stellung zu bringen und die dolchförmigen Canini zum Töten der dickhäutigen Ungulaten des späteren Tertiärs zu gebrauchen. In dem Verschwinden der letzteren sieht Matthew eine der Ursachen des Absterbens der +Machairodontinae; er will die Auffassung, daß diese Exzeßbildung hierbei eine Rolle spielte, nicht gelten lassen. Überzeugend hat er dargelegt, wie diese beiden Stämme im Bau der Zähne, des Unterkiefers, der Bulla tympani, der Schädelbasis, der Zehen fortschreitend andere Wege bewandelten. Beide Stämme — von denen wir den der Felinae als den adaptiven auffassen können, da er in den heutigen Felidae fortlebt, gegenüber den +Machairodontinae, die als inadaptiv sich erwiesen, da sie ohne Nachkommen im Plistocän

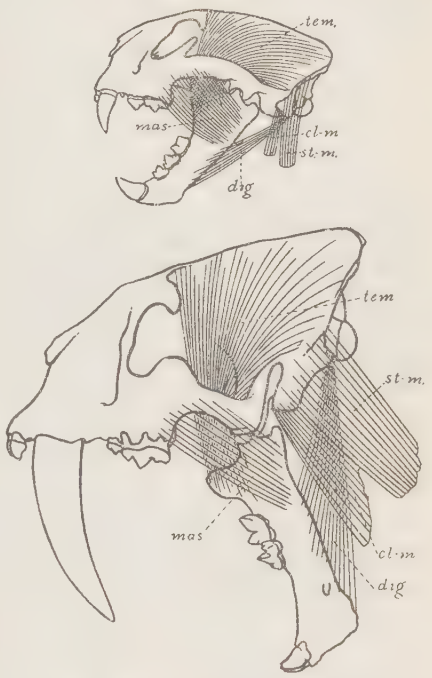
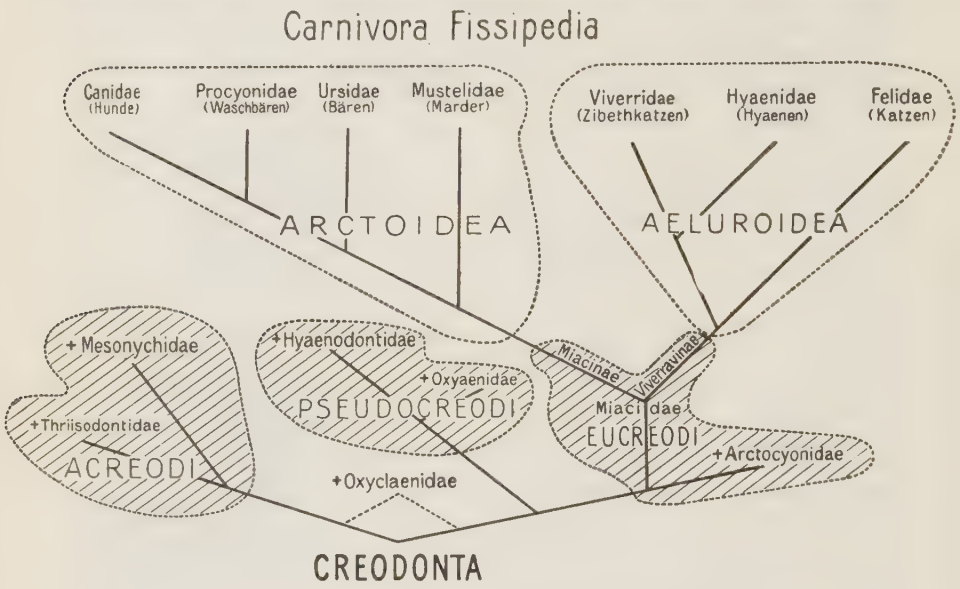


Fig. 207. Diagramm von Felis (oben) und +Smilodon (unten); nach Matthew. Zur Demonstration des relativen Verhaltens gewisser Muskeln bei Hyperextension des Unterkiefers beim Machairodonten +Smilodon. *clm* Cleido-mastoideus; *dig* Digastricus; *mas* Masseter; *stm* Sterno-mastoideus; *tem* Temporalis. Ungefähr $^1/_4$ nat. Gr.

zugrunde gingen — entstanden aus zur Zeit unbekannten eocänen Vorfahren. Zum Schlusse möge hier ein Stammbaum der Carnivora Platz finden, der den glänzenden Untersuchungen von Matthew entlehnt und durch Abel (1914) wiedergegeben ist und den Zusammenhang der Fissipedia mit den +Creodonta dem Verständnis näher führen kann.



II. Unterordnung: Carnivora Pinnipedia.

Die Pinnipedia sind wasserbewohnende, meist an der Meeresküste, seltener in Flüssen und Seen lebende Raubtiere, deren Eigentümlichkeiten gegenüber den übrigen Raubtieren sich hauptsächlich durch Anpassung an das Leben im Wasser erklären.

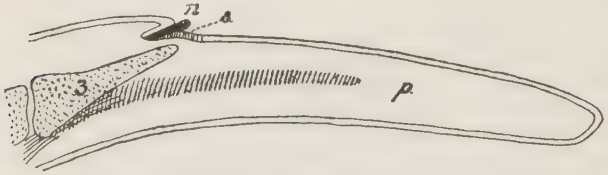


Fig. 208. Fingerende von Eumetopias im Längsschnitt. Nach Leboucq. *n* Nagel; *p* Verlängerung des Fingers, der Fingerbeere vergleichbar; *s* Sohlenhorn; *3* Nagelphalanx.

Es sind meist große, gesellig lebende Tiere, die manchenorts in großen Scharen auftreten. Als meist polygame Tiere kämpfen die Männchen vielfach um den Besitz der Weibchen und überragen dieselben zuweilen (z. B. Mirounga, Eumetopias, Arctocephalus) fast um das Doppelte an Größe. Ausnahmsweise sind, wie bei Ogmorhinus, die Weibchen größer.

Ihr Körper ist mehr oder weniger spindelförmig, mit kurzen, flossenartigen Extremitäten. Das dichte, anliegende Haarkleid besteht aus zuweilen regelmäßig angeordneten Haarbündeln mit kurzen, steifen Stammhaaren, welchen sich kürzere, feine, wollige Nebenhaare zugesellen. Letztere

machen bei großer Dichtheit, besonderem Glanze und Weichheit den Pelz mancher Arten zu den gesuchtesten. Umgekehrt ist das Haarkleid bei Odobenus (Trichechus) in dem Sinne zurückgegangen, daß es in der Jugend länger und dichter ist, späterhin, nach Sokolowsky aber nur im Winter fehlt, da es Anfang November für etwa 1½ Monate ausfällt, aber im März wieder vollständig, wenn auch dünn ist. Bei den übrigen Pinnipedia hat der Haarwechsel gegen den Sommer statt und geschieht meist unter Ausfall großer Haarfetzen. Allgemein haben die Jungen einen wolligen, weißlichen Pelz, der bei Phoca vitulina sofort nach der Geburt zum Teil bereits in utero gewechselt wird, gegen das bleibende, dichtanliegende glatte Haarkleid. Dieser Seehund geht daher sofort zu Wasser; die übrigen meiden wenigstens das tiefe Wasser aus Angst zu ertrinken, solange sie das Wollkleid tragen. Dies wird bei Lobodon nach 3 Tagen abgeworfen, nach 14 Tagen bei Ph. barbata; meist aber nach ungefähr 1 Monat (Halichoerus, Leptonychotes usw.). Nur Phoca hispida geht nach Collett im Wollkleid, das 1 Monat aushält, ins Wasser. Bei Otaria byronia ist das Rückenhaar alter Männchen mähnenartig verlängert. Gefleckte oder geringelte Zeichnung findet sich häufig. Übrigens ist die Färbung des Haarkleides, abgesehen von Unterschieden in der Jugend und im Alter, vielfach großer Variabilität unterworfen. Alle Pinnipedia besitzen äußerst zahlreiche und starke Tasthaare an der Oberlippe, die in Follikeln mit sehr umfangreichen Blutsinus stecken und von starken Endzweigen des 2. Trigeminusastes bedient werden. Außerdem kommen nur noch supraorbitale Tasthaare vor, aber nur bei Phocidae in guter Ausbildung.

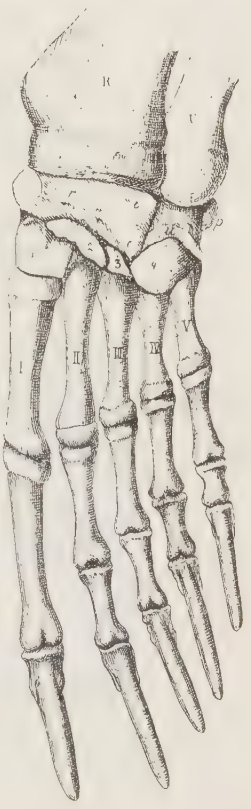


Fig. 209. Linke Hand einer jungen Phoca vitulina. $^3/_4$ nat. Gr. Nach Leboucq. *R* Radius; *U* Ulna; *r* Radiale (Scaphoid); *i* Intermedium (Lunatum); *u* Ulnare (Triquetrum); *p* Pisiforme; *c* Centrale, verschmolzen mit dem Scapho-Lunatum; *1* Trapezium; *2* Trapezoid; *3* Capitatum; *4* Hamatum.

Eine dicke Specklage zeichnet das subkutane Gewebe aus. Tubulöse und alveoläre Drüsen sind zwar gut entwickelt, Zusammentreten solcher zu Anal- oder anderen gehäuften Drüsen findet aber nicht statt. Die Mammae treten in der Zwei- oder Vierzahl auf; sie sind abdominal. Die Zitzen können sich nach der Laktation zu untiefen Gruben umkrämpeln.

Der Einfluß der aquatilen Lebensweise äußert sich am auffälligsten in den Gliedmaßen aber in verschiedenem Grade, wie die Besprechung der Familien zeigen wird. Infolge der Kürze der beiden oberen Segmente liegen dieselben soweit unter der Haut verborgen, daß höchstens Ellbogen- und Kniegelenk bei Odobenidae und Otariidae noch frei liegen; auch können hier die Hinterextremitäten noch unter den Bauch gebracht werden. Sie sind also wenig geeignet, den Körper auf dem Lande fortzubewegen. Noch weniger bei den Phocidae, wo die Hinterextremitäten längs dem kurzen

Schwanze nach hinten gerichtet und um ihre Längsachse gedreht sind. Hand und Fuß dagegen, stets fünffingerig, sind lang; namentlich der letztere durch Verlängerung der Zehen, besonders der 1. und 5. (I, Fig. 111). Stets ist zwischen den Fingern und Zehen eine Schwimmhaut ausgespannt, welche besonders bei Otariidae die Finger- und namentlich die Zehenspitzen überragt und alsdann durch eine ventrale Verlängerung derselben, welcher z. B. bei Otaria (Eumetopias) Knorpel beigemengt ist, gestützt wird (Fig. 208, vgl. Fig. 226, Cetaceen). In sehr ausgiebiger Weise können die Zehen gespreizt werden und haben dementsprechend große Beweglichkeit im Mittelfußgelenk. Umgekehrt ist die flektorische Beweglichkeit der Tarso-Metatarsal- und Interphalangealgelenke eine beschränkte, da die Zehen meist gestreckt gehalten werden als Stütze der Schwimmhaut. Der Fuß, der als wichtiges propulsatorisches Organ beim Schwimmen dient, erfreut sich aber großer Beweglichkeit. Demgemäß artikuliert der Talus vermittelst glatter Gelenkfläche mit der Tibia, was aber wohl nur Anpassung ist, kein direkt vererbter Zustand von + Creodonta. Dafür spricht auch, daß die primitiveren Otariidae, sowie Odobenus (Trichechus) noch eine untiefe Furche auf der tibialen Facette des Talus aufweisen. In der breiten Hand verschmelzen Scaphoid und Lunatum und mit diesen wieder das im fötalen Zustande freie, gut entwickelte Centrale carpi. Ein Foramen entepicondyloideum findet sich nur bei einzelnen Phocidae. Die Clavicula fehlt; desgleichen ein Trochanter tertius am Femur. Am Becken (I, Fig. 106) ist das Os acetabuli besonders ausgedehnt. Ein Einschnitt am Acetabulum für das Ligamentum teres fehlt. Namentlich gegenüber der Kürze des Ilium fällt die Länge der Pubes und Ischia auf, sowie die Kürze der Symphyse.

Fig. 210. Linke Hand von Odobenus (Trichechus) rosmarus. Nach Murie. Zur Demonstration der Nagelrudimente. Starkverkleinert.

Die Nägel sind bei Phocidae noch krallenartig und namentlich in der Hand gut ausgebildet. Am Fuß ist diesbezüglich Rückbildung bereits bemerkbar. In erhöhtem Maße bei Odobenus (Trichechus), wo die Krallen des Fußes, mehr noch die der Hand, postembryonal zurückgehen (Fig. 210). Bei Otariidae endlich sind sie in der Hand fast geschwunden, im Fuße vollständig, mit Ausnahme der drei mittleren Zehen, wo es grade, flache Nägel sind.

Der rundliche, abgeflachte Schädel mit auffallend verkürztem Gesichtsteil ist ausgezeichnet durch weite Orbitae mit Proc. postorbitales bei Otariidae und durch starke Verengerung in der interorbitalen Gegend. Der Gehirnschädel ist breit und hat bei Otariidae noch einen Sagittalkamm. Ein Lacrymale fehlt. Mit ziemlich großer Sicherheit setzt sich die Bulla tympani aus einem inneren entotympanalen und einem äußeren tympanalen Teile zusammen, welcher letztere sich in einen verschieden langen äußeren Gehörgang fortsetzt. Beide genannte Teile bilden eine Bulla ossea, die bei Phocidae, namentlich auch durch die bedeutende Dickenzunahme der Wand, umfangreich wird und durch ihre Härte an die der Cetaceen erinnert (I, Fig. 46). Bei Otariidae und Odobenidae ist sie nicht aufgebläht, dünnwandig, dreieckig und erinnert nach v. Kampen noch mehr an die von Ursus, obwohl sie durch

ihre Entwicklung davon abweicht. Sie ist mit dem Mastoid verwachsen, das einen starken Proc. mastoideus besitzt, mit dem der Proc. posttympanicus vereinigt ist. Der Canalis caroticus liegt im entotympanalen Teil. Ein kleines Tympanohyale ist vorhanden. Der Alisphenoidkanal fehlt den Phocidae. Sehr weit ist der Canalis infraorbitalis, entsprechend der Größe des 2. Astes des Trigeminus, der zu den Tasthaaren zieht. Die Wirbelsäule hat in der Regel 15 + 5 Thorako-Lumbalwirbel und 3—4 Sakralwirbel. Die Zahl der Kaudalwirbel spielt zwischen 15 und 8. Durch große Beweglichkeit der Wirbelsäule sind die Otariidae ausgezeichnet.

Im Gehirn sind die großen Hemisphären breit, auffallend umfangreich, auch kaudalwärts und bedecken dadurch das Kleinhirn und weisen, wie bei Carnivora Fissipedia, 4 konzentrische, bogige Gyri um die Fossa Sylvii auf. Diese ist mit der Fissura rhinalis verbunden. Wie bei Fissipedia, erreicht die Fissura splenialis die Mantelkante; der Gyrus fornicatus ist aber, wenn auch wenig, gefurcht. Die Lobi olfactorii sind nur schwach entwickelt, der Nervus

Fig. 211. Längsdurchschnitt durch die Nasenhöhle von Phoca vitulina. *c* Siebplatte; *m* Maxilloturbinale; *1* Nasoturbinale; *2—7* die medianen Ethmoturbinalia.

olfactorius klein, so daß die Pinnipedia den mikrosmatischen Tieren zuzurechnen sind. Dementsprechend finden sich zwar noch 5 Endoturbinalia mit 6 Riechwülsten, dieselben sind aber kurz und die Regio olfactoria überhaupt sehr wenig umfangreich. Demgegenüber besitzt das Maxilloturbinale eine enorme Entwicklung, füllt den größten Teil der Nasenhöhle und schließt das lange, schmale Nasoturbinale von der äußeren knöchernen Nasenöffnung aus (Fig. 211). Da das Maxilloturbinale ästig ist, schließt es sich auch hierin dem Zustand der „Hypomycteri" an, wie ihn eben die Arctoidea, aber unter makrosmatischen Verhältnissen, darbieten. Pneumatische Sinus fehlen. Die äußeren Nasenöffnungen sind durch die Elastizität ihrer Wände geschlossen und verhindern damit das Eindringen von Wasser beim Tauchen. Durch willkürliche Muskeln werden sie beim Atemholen geöffnet. Bei den Cystophorinae (Blasen- oder Rüsselrobben) bildet die äußere Nase beim Männchen einen muskulösen Rüssel, der bei Mirounga bei Erregung über das Doppelte verlängert und dabei ausgeweitet werden kann. Bei Cystophora erscheint er im 3. Jahr, um nach Merriam ca. im 12. Lebensjahr sein Maximum mit

25 cm Prominenz über die Oberlippe zu erreichen. Seine beiden Säcke sind durch Schleimhaut und Nasenseptum geschieden und basal durch kräftige Nasenknorpel gestützt, welche den Durchgang für das Atemholen offen halten, auch wenn die Säcke aufgebläht sind und kappenartig den Vorderkopf überragen (Klappmütze). Entsprechend dieser Einrichtung erfahren die knöchernen äußeren Nasenlöcher auffällige Erweiterung nach hinten und oben mit Verbreiterung der vorderen Schädelhälfte und Beeinflussung seiner Knochen sowie Prominenz und Verdickung des Septum narium osseum.

Im großen Auge weist die flache Cornea und die kugelförmige Linse Anpassung an das Sehen unter Wasser auf (I, Fig. 139). Dem Leben im Wasser entspricht auch wohl die geringe Ausbildung der Tränendrüse und das Fehlen eines Canalis naso-lacrymalis sowie der Tränenableitungswege in den Lidern. Die Pinnipedia besitzen ebenso wie die Cetaceen und wie Lutra einen Musculus palpebralis, der von den 4 Musculi recti sich abspaltet und zu den Augenlidern geht. Da er anderen im Wasser lebenden Säugetieren fehlt, kann er nicht eine einfache Konvergenzbildung sein, sondern er bringt gleichzeitig, wenn auch sehr entfernte verwandtschaftliche Beziehungen zum Ausdruck. Einer guten Entwicklung erfreut sich die Hardersche Drüse; auch Fornixdrüsen können auftreten. Mit den Carnivora Fissipedia haben die Pinnipedia ein Tapetum lucidum cellulosum im Auge gemein, das bis zum Corpus ciliare reicht.

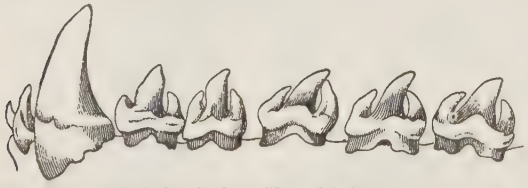


Fig. 212. Gebiß des linken Unterkiefers von Leptonychotes Weddelli, zur Demonstration der sekundären Trikonodontie von P_{1-4} und M_1. Nach H. F. Osborn.

Die Trommelhöhle wurde schon erwähnt; die Gehörknöchelchen sind massig und schwer, vielleicht in Zusammenhang mit dem Leben im Wasser. Auffallender äußert sich das in der Ohrmuschel, die nur noch bei Otariidae ein unbedeutendes „äußeres Ohr" bildet, bei den übrigen bis auf subkutane Knorpelreste schwindet. Die Ohrmuskeln transformierten sich dabei in Schließmuskeln, gleichfalls eine Anpassung an das Tauchvermögen.

Das Gebiß weicht in verschiedenen Punkten erheblich ab von dem der Carnivora Fissipedia. Es sind aber wesentlich Veränderungen regressiver Art als Folge des Lebens im Wasser, wodurch eigentliches Kauen zurückgeht und das Gebiß wesentlich Greiforgan wird. Dementsprechend ist die Form der Backenzähne sehr vereinfacht, am stärksten bei Mirounga (Macrorhinus), wo dieselben funktionslos werden. Gewöhnlich sind 4 Praemolares und 1, höchstens 2 Molares vorhanden, die nie mehr als 2 Wurzeln besitzen und, wenn wir von Odobenus absehen, bei guter Entwicklung eine schmale schneidende Krone mit scharfen Zacken haben, die bis zu 4 steigen können. Sie erinnern dadurch an trikonodonte Zähne. Diese Zahnform ist aber nicht primitiver Art; wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir sie herleiten aus einem trituberkulären Gebiß terrestrer carnivorer Vorfahren, mit progressiver amphibiotischer Lebensweise, wobei es zu einem sekundär haplodonten wurde mit verschiedengradiger Entwicklung von Nebenzacken. Reißzähne fehlen demnach durchaus.

Nur bei Odobenus treten oben und unten noch 3 I auf, wenn auch der untere I_1, der bei allen Carnivora der kleinste ist und ausnahmsweise

schwindet, derart zurückgeht, daß er meist ausfällt. Im übrigen ist die Zahnformel der Pinnipedia höchstens $I \frac{1}{0}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ $C \frac{1}{1}$ $P \frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$ $M \frac{1}{1}\frac{2}{2}$, wie bei Eumetopias (Otaria), Arctocephalus, wobei $M \frac{2}{2}$ fehlen kann, was bei den übrigen die Regel ist; ebenso wie das Fehlen von $M\frac{1}{1}$. Außerdem tritt noch Reduktion innerhalb der I ein bis auf $I \frac{2}{2}\frac{3}{3}$, wie bei Monachus und Lobodoninae, endlich bis auf $I \frac{2}{0}\frac{3}{3}$ bei Cystophorinae.

Als Zeugnis seines regressiven Charakters ist das Pinnipediergebiß weiter ausgezeichnet durch Variabilität in der Anzahl der Backenzähne. Einzelne können fehlen, häufiger treten überzählige auf, entweder innerhalb der Zahnreihe oder an deren Ende [Leche]. Dies weist wohl auf die verhältnismäßige Jugendlichkeit der Reduktion, die dem Monophyodontismus und der Homodontie zustrebt. Denn auch das Milchgebiß ist in Rückbildung begriffen. Soweit seine Zähne verkalkt sind, stimmen sie der Zahl nach überein mit der jeweiligen Zahl der I und C. Bei den Otariidae erlangen sie die bedeutendste Größe und fallen erst nach der Geburt aus. Dies hat auch statt, aber früher, bei einzelnen Arten von Phoca (vitulina z. B.); doch durchbricht die Mehrzahl derselben das Zahnfleisch nicht mehr und wird vor der Geburt resorbiert (Fig. 213 und Bd. I, Fig. 199). Bei anderen, Mirounga (Macrorhinus) z. B., wird das ganze Milchgebiß vor dem Durchbruch resorbiert, und zwar in utero.

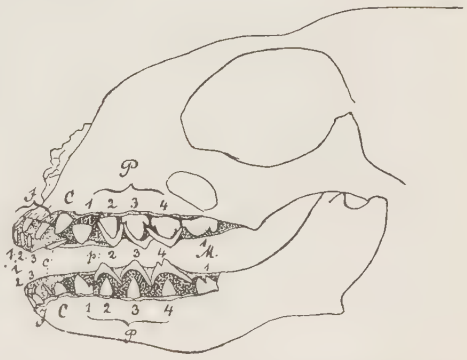


Fig. 213. Milch- und bleibendes Gebiß von Phoca barbata. Nach Tenon. Bleibendes Gebiß durch die Initialen *I*, *C*, *P* und *M* angedeutet; das Milchgebiß durch *i*, *c*, *p*.

Der Magen ist einfach, mit seiner Längsachse der Längsachse des Körpers parallel (I, Fig. 218). Mit einer Flexura pylorica geht er in das Duodenum über. Letzteres setzt sich ohne Flexura duodeno-jejunalis in einen bis 23 M (Hydrurga leptonyx) langen einfachen Mitteldarm fort, der an einem Mesenterium commune aufgehängt ist und sich in zahlreiche Schlingen legen muß. Ihm gegenüber ist der Enddarm verhältnismäßig kurz und an ein einfaches fortlaufendes Mesenterium kurz aufgehängt. Das Coecum ist kurz und parallel dem Darmkanal. Die Nahrung besteht, je nach der Art aus Fischen, Seevögeln, Cephalopoden, pelagischen Crustaceen; bei Odobenus und Mirounga auch aus Bodentieren.

Die Leber ist viellappig, mit Gallenblase. Sie zeigt an ihrer diaphragmatischen Seite ausgedehnte venöse Sinus der Vena hepatica und Vena cava posterior. Auf den Abfluß der darin enthaltenen umfangreichen venösen Blutmasse durch die Cava posterior wirkt ein Sphincter, welcher dieselbe nach ihrem Durchtritt durch das Diaphragma umgibt und sich aus demselben herleitet. Ähnliche Einrichtung findet sich bei Cetaceen und weist auf die gleiche Ursache der aquatilen Lebensweise hin. Mit dem Tauchvermögen steht auch in Verbindung der große Blutreichtum des Körpers und die Weite der Vena cava posterior überhaupt (I, 326, vgl. auch S. 384). Die Lungen sind viellappig mit beiderseitigem bronchialem, eparteriellem

Bronchus. Die Nieren, gewöhnlich den Renculi-Nieren untergeordnet und mit denen von Lutra und den Ursidae verglichen, weichen nach Gerhardt dadurch ab, daß reichliches Bindegewebe die ganze Menge der Einzelnieren, der Papillen und der zu ihnen gehörigen sekretorischen Bezirke zu einem einheitlichen und kompakten Organ zusammenhält. Anus und Vulva liegen wie bei Cetaceen in derselben Hautgrube und sind von demselben Sphincter umgeben.

Die Testikel liegen stets außerhalb der Bauchhöhle in einer Tunica vaginalis, die mit der Bauchhöhle in offener Verbindung bleibt. Dieser Inguinalkanal ist aber so eng, daß ein Zurücktreten der Testikel in die Bauchhöhle ausgeschlossen ist. Außerhalb derselben liegen sie aber entweder in der Inguinalgegend von der unveränderten Haut überdeckt (Phocidae), oder aber weit vom Inguinalring entfernt dicht neben dem Anus. Die Haut über ihnen ist haarlos, fein gefältelt und kann es selbst zu einer Tunica dartos bringen (Otariidae und Trichechus). Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen die Glandulae vesiculares, vasis deferentis und Cowperi, und da auch die Prostata klein ist, so sind in der Tat die accessorischen Geschlechtsdrüsen auffallend gering entwickelt. Ein Os penis ist vorhanden, aber nur bei Odobenus (Trichechus) groß und schwach S-förmig gebogen. Das Ovarium liegt in einem verschieden weiten, geschlossenen Tentorium, das nur durch kleine Öffnung mit der Bauchhöhle kommuniziert. Der Uterus kann nur insofern ein Uterus bicornis genannt werden, als er durch ein einziges Os in die Vagina mündet; übrigens ist das Corpus uteri nur äußerlich eine Einheit, da vom Cervix an bis zur Spaltung in die Cornua der Uterus durch eine dicke Scheidewand in 2 Kanäle getrennt ist. Nur ein, höchstens zwei Junge kommen zur Entwicklung, die vollkommen geboren werden und der Mutter sofort folgen. Die Placenta ist gürtelförmig und deciduat und verhält sich somit wie die der Carnivora Fissipedia.

Diagnose. Die Pinnipedia sind aquatile, mikrosmatische Carnivora mit flossenartigen, fünffingerigen Extremitäten mit Schwimmhäuten und meist rudimentären Nägeln. In den Hinterextremitäten ist die 1. und 5. Zehe gleich lang oder länger und kräftiger als die übrigen. Schädel abgeflacht, mit kurzem Gesichtsteil und interorbitaler Einschnürung. Das Lacrymale fehlt. Eine aufgeblähte, dickwandige oder eine abgeflachte dünnwandige Bulla ossea entsteht aus Entotympanicum und Tympanicum; letzteres liefert einen knöchernen äußeren Gehörgang. Maxilloturbinale groß, ästig. Clavicula fehlt; Schwanz kurz bis rudimentär. I, wenigstens im Unterkiefer, reduziert; Backenzähne von übereinstimmender Gestalt, selten kegelförmig, meist seitlich komprimiert, mit schneidenden Haupt- und Nebenspitzen; meist $P\frac{1-4}{1-4}$ und $M\frac{1}{1}$. Milchgebiß rückgebildet. Der lange Darm ohne Flexura duodeno-jejunalis, mit kleinem Coecum. Nieren gelappt. Testes liegen dauernd extraabdominal, subintegumental; Glandulae vesiculares, vasis deferentis und Cowperi fehlen. Uterus bicornis; Placenta gürtelförmig und deciduat. Junge werden vollkommen geboren.

Geographische Verbreitung. Wenn wir absehen von Monachus, dessen 3 Arten gürtelförmig die tropischen und subtropischen Gebiete bewohnen, sind im übrigen die Pinnipedia fast ganz auf die kalte und gemäßigte Zone beider Hemisphären beschränkt. Doch zeigt sich, daß zunächst die Ohrenrobben, die Otariidae, dem Atlantik, mit Ausnahme seines südlichen Teiles, ganz fehlen. In diesem Ozean reicht nämlich aus dieser Familie Otaria byronia nordwärts nur bis zur La Plata-Mündung und Arctophoca, an der afrikanischen Küste, nur bis zum Kap der guten Hoffnung. Sclater hält denn auch die Otariidae für ursprünglich antarktische Seehunde, die nur längs der Westküste Amerikas bis zum Nord-Pacifik wanderten. Von hier ist namentlich Arctocephalus ursinus als wichtiges Jagdobjekt der Prybilovinseln, sowie Eumetopias jubata und californianus bekannt. Die Walrosse, Odobenidae, dagegen sind charakteristisch für die Nordpolarregion. Die Phocidae sind gleichmäßiger über die kalten und gemäßigten Zonen der Erde verbreitet, aber die Unterfamilie der Cystophorinae ist die einzige der Phocidae, die zugleich im arktischen (Cystophora) und antarktischen Gebiet (Mirounga) vertreten ist. Im übrigen sind die Lobodinae ausschließlich antarktisch, die Phocinae dagegen auf die nördlichen zirkumpolaren Eismeere sowie auf den Nord-Atlantik und Nord-Pacifik beschränkt. Sie bewohnen entweder die Küsten oder wandern mit dem Treibeis, auf dem sie ihre Jungen werfen. Namentlich Phoca lebt auch in Flußmündungen und steigt in die Flüsse empor, oder im Brackwasser, wie in der Ostsee. Namentlich Ph. hispida tritt in gegenwärtig vom Meere mehr oder weniger abgeschlossenem Süß- oder Brackwasser auf, wie im Kaspischen- und Aralsee (Ph. caspica), sowie im Baikal- und Oronsee (Ph. sibirica). Letztere wanderte wohl vom nördlichen Eismeer ein, erstere vielleicht über das Schwarze Meer aus dem Mittelmeer.

Taxonomie.

Die Pinnipedia zerlegen sich in natürlicher Weise in die drei Familien der Otariidae, Odobenidae (Trichechidae) und Phocidae, von denen die beiden ersteren engeren Zusammenhang haben. Sie lassen sich kurz, wie folgt, charakterisieren.

1. Familie: OTARIIDAE. Die Ohrenrobben haben sich in der Mehrzahl der Organe am wenigsten entfernt von den terrestrischen Carnivora, denen die Pinnipedia entstammen. Sie sind denn auch noch imstande, bei ihrem ausgedehnten Aufenthalt auf dem Lande, die Hinterfüße nach vorn unter den Leib zu bringen, um diesen zu stützen. Dementsprechend sind die Sohlen der Extremitäten nackt. Sie haben ferner noch kurze, äußere Ohren und die Testes in einer skrotalen Hautpartie. Dies sind lauter Punkte, die darauf hinweisen, daß ihre Umformung durch das Leben im Wasser eine weniger tiefgreifende war, als bei den übrigen Pinnipedia. Dafür spricht auch ihr Gebiß, das mit $I\frac{1\,2\,3}{0\,2\,3}C\frac{1}{1}P+M\frac{1\,2\,3\,4\,5\,6}{1\,2\,3\,4\,5\,0}$, in welchem aber $M\frac{2}{-}$ fehlen kann, neben den nahestehenden Odobenidae (Trichechidae), am vollständigsten ist; jedenfalls auch die größten Zähne hat; desgleichen noch das vollständigste Milchgebiß, mit größeren und länger überdauernden (einige Wochen lang nach der Geburt) Zähnen als sonst bei Pinnipedia. Hiermit steht in Verbindung, daß auch die Kaumuskeln noch besser ausgebildet sind und dementsprechend noch ein Sagittalkamm und Processus postorbitales auftreten. Ersterer schwindet ja mit der Abnahme der Kaumuskeln als Folge des Wasserlebens, das

auf die Kaufunktion reduzierend einwirkt und damit Schwächung des Gebisses, Vereinfachung der Zähne und Rückbildung des Milchgebisses im Gefolge hat. Alisphenoidkanal vorhanden; Bulla ossea eine dreieckige, abgeflachte, dünnwandige Knochenblase. Humerus ohne Foramen entepicondyloideum. Die Ohrenrobben sind polygame Tiere, die in Herden leben und zur Fortpflanzung an das Land kommen, wobei die Männchen, die häufig die Weibchen an Größe bedeutend übertreffen, um den Besitz letzterer kämpfen. Die Mehrzahl gehört der südlichen Hemisphäre an. Im Atlantik fehlen sie dem Norden ganz; in nördlicher Richtung erstrecken sie sich längs der atlantischen Küste Amerikas nur bis zum La Plata, an der afrikanischen atlantischen

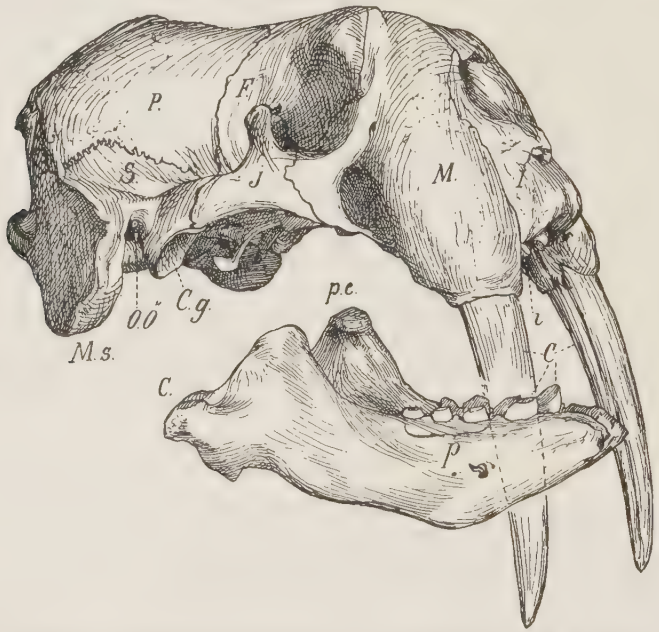


Fig. 214. Odobenus (Trichechus) rosmarus ♂. *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *J* Jugale-*F* Frontale; *P* Parietale; *S* Squamosum; *Ms* Mastoid; *Cg* Fossa glenoidea; *OÖ* Ohr; öffnung; Unterkiefer mit *C* Condylus und *pc* Processus coronoideus; *i* Incisivi; *C* Canini; *p* Praemolares.

Küste nur bis zum Kap. Namentlich Burmeister hat die Ohrenrobben von dem, auch merkantil wichtigen Gesichtspunkt aus, ob dem Grannenhaar kürzeres, weiches Wollhaar untermischt ist oder nicht, in die des Pelzes wegen wertvollen Pelzrobben und in die Haarrobben verteilt. Ersteren gehört Arctocephalus F. Cuv. mit längeren Ohren, verlängertem knöchernen Gaumen an. Bei *A. ursinus* L. macht das dichte Wollhaar den Pelz besonders kostbar. Diese früher weiter verbreitete Art wird gegenwärtig zu Tausenden auf den Prybilovinseln erlegt zur Zeit, wenn die Tiere zur Fortpflanzung auf das Land kommen. Jedes Männchen sammelt alsdann bis zu 15 Weibchen, behütet diese und paart sich am Ende dieses 3 Monate dauernden Aufenthaltes, während welcher Zeit die Tiere nicht fressen. Weitere Vertreter finden sich an den Küsten des südlichen Teiles von Südamerika, von Afrika und Austra-

lien. Es herrscht aber keine Einigkeit über ihre Artberechtigung und Synonymie. Den Haarrobben gehört zunächst Otaria Péron an mit *O. byronia* Blv., die in Südamerika, von Patagonien nordwärts, einerseits bis zur La Plata-Mündung, andererseits bis Peru und den Galapagos Inseln reicht. Von Otaria ist abgetrennt Eumetopias Gill mit *E. jubatus* Schreb., die vom Behring-Meer südwärs bis Japan und Kalifornien geht. Die bekannteste Art der zoologischen Gärten ist *E.* (Zalophus Gill) *californianus* (Lesson) von Kalifornien.

2. Familie: Odobenidae (Trichechidae). Diese Familie mit dem einzigen Genus Odobenus Briss. (Trichechus L.) stimmt mit den Otariidae in vielen Punkten überein, auch in der größeren Beweglichkeit der Hinterextremitäten; doch fehlen äußere Ohren und jede Andeutung eines Scrotum; andererseits ist primitiver, daß Hand und Fuß kleiner sind, daß der Talus auf seiner tibialen Facette eine tiefere Gelenkfurche hat, der Oberarm länger ist; auch ist das Gebiß nach Winge $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}C\frac{1}{1}P\frac{}{}M\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}\frac{5\,6}{5\,0}$ und das Milchgebiß: $Id\frac{0\,0\,3}{0\,0\,0}Cd\frac{1}{1}Pd\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}$, somit bezüglich der I das vollständigste Ersatzgebiß. Der Verlust von $P\frac{1}{1}$ erklärt sich durch das unter Carnivoren einzig dastehende, abweichende Verhalten der oberen C, die große Stoßzähne sind und lange Zeit von persistenter Pulpa aus wachsen. Außer als Waffen dienen sie dazu, den Seeboden aufzuwühlen, um Muscheln zu fischen, welche neben Fischen und Crustaceen die Hauptnahrung ausmachen sollen. Die übrigen Zähne sind klein, stumpf, einwurzelig und fallen teilweise aus. Processus postorbitales fehlen dem Frontale. Das Haarkleid ist kurz, im Alter und jahreszeitlich spärlich (S. 343). Das große, fettreiche Tier wird von den Eingeborenen der Nahrung wegen gejagt, außerdem der Haut, des Tranes und des minderwertigen Elfenbeins der Stoßzähne wegen. Bereits v. Bär wies 1835 nach, daß das Walroß in zwei getrennten Bezirken lebt. Der eine im nördlichen Polarmeer vom Jenissei über Novaja-Semlja, Spitzbergen und Grönland bis zur Hudsonbai. Dies ist *O. rosmarus* L., während *O. obesus* Illig. die Küsten von Nord-Ost-Asien und Nord-West-Amerika bewohnt.

3. Familie: Phocidae. Der vollständigen Anpassung an die Lebensweise im Wasser entspricht bei den Seehunden, daß die Hinterfüße nach hinten gestreckt sind, nicht mehr unter den Bauch gebracht werden und bei der Bewegung auf dem Lande nicht mithelfen können. Diese geschieht daher durch Sprungbewegung von Rumpf und Schwanz. Von den Vorderextremitäten ragt nur die Hand, die wie der Fuß ringsum behaart ist, aus der Hautdecke hervor; an und für sich ist sie aber primitiv durch Kleinheit, Bau und die kräftigen Krallen. Processus postorbitales und ein Sagittalkamm fehlen, desgleichen der Canalis alisphenoideus. Die Bulla ossea bildet eine umfangreiche, dickwandige Blase. Foramen entepicondyloideum humeri häufig vorhanden. Ein äußeres Chr fehlt, die Testes liegen inguinal, subkutan, ohne skrotale Andeutung. Hand- und Fußsohle ist behaart. Das Tibio-Tarsalgelenk ist fast kugelig geworden. Ein Wollpelz tritt nur im Säuglingsalter auf (S. 343). Die Zahl der I variiert. $P\frac{1-4}{1-4}M\frac{1}{1}$. Es lassen sich 3—4 Unterfamilien unterscheiden.

1. Unterfamilie **Phocinae**: holarktische Seehunde, die bis in den Nord-Pacifik und Nord-Atlantik südwärts vordringen. $I\frac{3}{2}$. Krallen an Hand und Fuß gut entwickelt; Fuß mit fast gleich langen Zehen. Das repräsentative Genus ist Phoca L. mit mehrspitzigen, der Mehrzahl nach zweiwurzeligen

Backenzähnen und gewellten Schnurrhaaren. *Ph. vitulina* L., der Seehund, zirkumpolar, der südlich bis in die Ostsee und die Küsten Frankreichs, und in Unterarten bis nach Japan und Kalifornien sich erstreckt. Er bewohnt auch Mündungen der Flüsse und steigt in diesen aufwärts. Seine mittleren Backenzähne stehen schräg; die Intermaxillaria erreichen die Nasalia nicht. Rücken dunkel, Seiten hell gefleckt. — Ähnliche Verbreitung hat *Ph. hispida* Schreb. (Ph. foetida Fabr.). Die Backenzähne stehen in der Richtung der Kiefer. Intermaxillaria und Nasalia berühren sich. Der dunkle Rücken mit weißlichen Ringen. Unterarten aus dem Kaspischen See und dem Baikal- und Oron-See wurden als *Ph. hispida caspica* Gm. und *sibirica* Gm. beschrieben und als relikte Inlandformen betrachtet. *Ph. groenlandica* Fabr. hält sich im Frühling zur Zeit der Fortpflanzung in großen Scharen in dem Eise zwischen Spitzbergen und Grönland auf und wird dort der Haut und des Speckes wegen gejagt. Durch glatte Schnurrhaare und durch den 3. Finger, der der längste ist, unterscheidet sich ERIGNATHUS Gill. *E. barbatus* (Erxl.). Ebenfalls zirkumpolar und nach Collett eine litorale Treibeis-Form.

Eng an Phoca schließt sich HALICHOERUS Nilss. an, mit gleicher Zahnformel, doch sind die Backenzähne fast einspitzig, die meisten mit nur einer Wurzel und die Schnurrhaare gewellt. Auf grauweißem Grund schwarz gefleckt. Bewohnt den nordatlantischen Ozean, in der einzigen Art *H. grypus* Fabr.

In der 2. Unterfamilie der **Monachinae** ist $I\frac{1}{1}$ ausgefallen, I. und V. Zehe stark verlängert, Nägel rudimentär oder fehlend. Eine Abteilung derselben, auch wohl als Unterfamilie **Lobodoninae** abgetrennt, umfaßt die durchaus antarktischen Genera Lobodon Gray, Ommatophoca Gray, Hydrurga Gietel (Ogmorhinus Pet.) — letzteres Genus mit der weitesten Verbreitung, da es bis Süd-Australien reicht —, sowie den am meisten an die aquatile Lebensweise angepaßten Leptonychotes Gill. Demgegenüber umfassen die eigentlichen **Monachinae**, mit dem einzigen Genus Monachus Flem., gürtelförmig den tropischen und subtropischen Teil der Erde, indem *M. albiventer* Bodd. das Mittelmeer, Madeira und die Kanarischen Inseln, *M. tropicalis* Gray die Karaibische See und den Golf von Mexiko bewohnt und neuerdings *M. schauinslandi* Matsch. vom tropischen Pacifik, speziell von Laysan, beschrieben ist.

Bei der 3. Unterfamilie der **Cystophorinae**, den Blasen- oder Rüsselrobben, sind die I auf $\frac{2}{1}$ reduziert, die Backenzähne klein, einspitzig, gerunzelt, Bulla ossea stark aufgeblasen; I. und V. Zehe sehr lang. Die knöcherne Nasenöffnung ist nach hinten gedrängt durch das auffälligste Merkmal: die rüsselartige Umformung der äußeren Nase, die beim Männchen muskulös vergrößert oder durch Luft aufgeblasen werden kann (S. 345). Letzteres ist der Fall bei CYSTOPHORA Nilss., mit: *C. cristata* Erxl., die an den arktischen und atlantischen Küsten Nord-Amerikas und Europas lebt und ausnahmsweise bis Frankreich vorkommt; sie jungt im Treibeis. Sie heißt Blasenrobbe oder Klappmütze, da das Männchen die häutige Nase zwischen Nasenspitze und Augen blasig aufblähen kann. In West-Indien soll *C. antillarum* Gray auftreten. Bei MIROUNGA Gray (Macrorhinus F. Cuv.) hat das erwachsene Männchen einen Rüssel, der muskulös verlängert und aufgetrieben werden kann. In der antarktischen *M. leonina* (L.) wird das Männchen bis 5 m lang und damit die größte Robbe. *M. angustirostris* Gill. an der Küste von Kalifornien.

Vorgeschichte.

Fossile Reste, die mit Sicherheit, als den Pinnipedia angehörig, gedeutet werden können, werfen bisher kein Licht über deren Ursprung. Namentlich Kellogg verdanken wir eine eingehende Untersuchung derselben, woraus erhellt, daß die ältesten, taxonomisch sicher bestimmbaren Reste aus dem Untermiocän von Kalifornien stammen und als +*Allodesmus* Kellogg beschrieben sind. Es war ein bereits großes Tier, im allgemeinen Bau den neuzeitlichen Otariiden verwandt, entfernter den Odobenidae; daneben aber mit eigenen Charakteren. Auch die etwas jüngere, ebenfalls nordamerikanische +*Desmatophoca* Coudon steht Eumetopias am nächsten, bildet aber kein Bindeglied zwischen Otariiden und Phociden. Kellogg nennt den Ursprung der ersteren völlig unbekannt. Er muß jedenfalls weit zurückliegen, wenn wir das fossile Vorkommen der Otariidae beachten, das über die Erde verbreitet und zur Zeit nur von Europa unsicher ist. Nicht besser gestellt ist es mit der Genealogie der Phocidae. Sie stützt sich im Miocän auf wenig vollständige Reste. Die vollständigsten sind aus Belgien und Italien als +*Monotherium* v. Ben. beschrieben, welche Beziehungen zu Monachus, namentlich aber zu Phoca in weiterem Sinne verraten. Ein typischer Vertreter der Gattung Phoca ist durch gute Reste von +Phoca vindobonensis Toula aus dem Obermiocän (Sarmatische Stufe) des Wiener Beckens bekannt. Weitere Verwandte der Phocinae sind unter verschiedenen Namen aus jüngeren Schichten, namentlich aus dem Delta der Schelde beschrieben, aber nur ungenügend bekannt. Die ältesten Reste von Odobenidae, als +*Prorosmarus* Berry u. Gregory beschrieben, stammen aus dem Obermiocän von Nord-Amerika. Sie weisen auf einen ursprünglichen Zusammenhang mit den Otariidae, lehren aber nichts über beider Genealogie. In noch minderem Maße tun dies die pliocänen Reste von +*Alachtherium* v. Ben. und +*Trichecodon* Lank. aus Belgien, Holland und England. Es sind eben nahe Verwandte des recenten Walrosses. Am nächsten steht demselben das plistocäne +*Odobenotherium* Grat., das in marinen Ablagerungen längs dem Küstengebiet von Hamburg bis Nord-Frankreich, sowie längs der atlantischen Küste von Nord-Amerika gefunden ist.

Jedenfalls lehrt dieses Material, daß bereits im Miocän, ebenso wie heute, Otariidae und Phocidae geschieden waren. Es gibt aber keine Antwort auf die Frage, die seinerzeit Mivart aufgeworfen hat, ob beide vielleicht verschiedenen Vorfahren entstammten, und zwar so, daß die Phocidae verwandtschaftliche Beziehungen zu den Lutrinae hätten. Kellogg hat in dieser Richtung auf den miocänen Lutrinen +*Potamotherium* hingewiesen und auf die Möglichkeit, daß dieser, zusammen mit den Phocidae einen gemeinschaftlichen Vorfahren hatte. Will man einen diphyletischen Ursprung annehmen, so steht man vor der Frage nach der Herkunft der Otariidae, wobei dann auf die Ursidae hingewiesen wurde. Ohne einen diphyletischen Ursprung für wahrscheinlich zu halten, habe ich in der ersten Auflage dieses Werkes die Herleitung der Pinnipedia von Ursidae als das wahrscheinlichste erachtet. Schlosser bezeichnet sie als „ganz unmöglich". Sichtlich wäre sie das auch, wenn man die Geschichte der Ursidae mit dem oberen Miocän anheben läßt, da sie erst von der Zeit ab bekannt sind, während die Pinnipedia in der taxonomisch allerdings unsicheren +Otaria oudriana Delfort bis ins obere Oligocän von Frankreich zurückverfolgt sind. Es wird aber wohl niemand der Meinung sein, daß die Ursidae erst im Miocän ent-

standen und daß ihr Anfang nicht weit zurückliegt und damit auch derjenige der Pinnipedia. Allerdings ist diese Annahme, wobei ich auf die Möglichkeit eines Ursprunges der Pinnipedia zusammen mit den Ursidae von primitiven amphicyonartigen Carnivora hinwies, ebenso spekulativ wie jede andere über die unbekannte Herkunft der Pinnipedia. Dieselben wurden von Wortman von +Patriofelis hergeleitet, ein +Oxyaenidae also, der den inadaptiven +Creodonta angehört, eine Ansicht, der aber Winge, Osborn und Matthew entgegentraten. Hervorgehoben sei, daß Matthew auf die ausgesprochene Analogie und einige Verwandtschaft von +*Pantolestes* (S. 126) mit den Pinnipedia hingewiesen hat, daß aber nach ihm die Form des Schädels, die Zähne und viele Eigentümlichkeiten des Skelets einige nähere ancestrale Verbindung dieses aquatilen eocänen Insectivors mit den Pinnipedia ausschließen.

XI. Ordnung: Cetacea.

Keine zweite Ordnung von Säugetieren zeigt so deutlich wie die Walfische den umformenden Einfluß der Umgebung auf den Körper und daneben das konservative Prinzip, das dem Körper das Ererbte erhalten will, sei es auch nur in Gestalt rudimentärer Organe, die dem Körper zum großen Teil nutzlos geworden sind. Zahlreicher als bei anderen Säugetieren treten uns hier solche rudimentäre Organe entgegen, welche Ein-

Fig. 215. Balaena mysticetus. Nach D. Gray; aus J. Struthers.

sicht geben in die Vorgeschichte dieser Tiere, die durch das ausschließliche Leben im Wasser tiefgreifend verändert sind in ihrem äußeren und inneren Bau. Alle Veränderungen zielen darauf ab, sie zum Schwimmen und Tauchen zu befähigen und selbst solchen Verrichtungen unter Wasser obzuliegen, wie das Werfen von Jungen und deren erste Ernährung nach Art der Säugetiere. Begreiflich daher, daß sie, wie früher den Zoologen, so auch heute noch dem Laien als Fische erscheinen, was ihnen den Namen Walfische eintrug.

An den Fischhabitus erinnert denn auch ihr langgestreckter, zylindrischer Körper mit abgerundeten Oberflächen, dessen Kopf fast stets ohne Andeutung eines Halses gleichmäßig übergeht in den Rumpf, der seinerseits wieder ohne Grenze sich fortsetzt in den Schwanz. Die Körperoberfläche ist spiegelglatt und bietet beim Schwimmen den denkbar geringsten Reibungswiderstand. Dies ist die Folge des Baues der Haut,

die durch folgendes gegenüber den übrigen Säugetieren sich charakterisiert. Zunächst durch ihre sogenannte Haarlosigkeit, die besser als Haararmut bezeichnet wird. Diese kommt zwar auch bei anderen Säugern vor, aber nirgends in dem Maße wie bei Cetaceen. So gelten die Zahnwale im allgemeinen als völlig haarlos. Das ist zunächst unrichtig für die Embryonen, die, vielleicht abgesehen von einzelnen wie Monodon und Beluga, stets Haare aufweisen. Wenigstens noch zwei jederseits in einer dem Oberkieferrande parallelen Reihe bei Phocaena, 3—6 jederseits bei Orca, bis zu 8 bei Lagenorhynchus, 6—8 bei Tursiops usw. Die fötale Platanista hat außer auf dem Oberkiefer zahlreiche Haaranlagen am Unterkiefer. Die genannten Haare von borstenartigem Habitus, weiß oder dunkel gefärbt, erhalten sich zeitlebens; bei Delphinus delphis z. B. außer auf der Schnauze noch 6 weitere oberhalb der Schnauzenfurche; bei Inia ist die lange Schnauze reichlich mit krausen Haaren ausgestattet. Gewöhnlich reichen aber die brüchigen Haarschäfte nur bis zur Hautoberfläche oder fallen schließlich ganz aus, so daß Haargrübchen in die Follikel führen, die sich stets erhalten, während andere von ihnen in verschiedenem Grade der Rückbildung sind.

Alles dies gilt auch für die Bartenwale, unter denen Rhachianectes wohl am reichlichsten ausgestattet ist; darauf Balaena mit über 60 Haaren jederseits in einem Porenfeld am Kinn und etwa 60, dichtgedrängt vorn am Oberkiefer, 6—8 weitere oberhalb der Nasenlöcher. Bei den Balaenopteriden sind bei ähnlicher Anordnung diese Zahlen geringer. Bei Megaptera longimana sind es kurze, steife Borsten, die im Zentrum großer Hautknollen (daher Knölhval der Norweger) an jeder Seite der Unterlippe und auf der flachen Oberkieferpartie stehen.

Das Haarkleid schwindet also, abgesehen von wenigen zweifelhaften Ausnahmen, niemals vollständig, erfuhr aber weitgehende Reduktion durch seine Armut und Beschränkung auf den Unter- und Oberkiefer, Stirn und Augenbrauengegend. Diese Rückbildung gilt auch für das einzelne Haar, insofern sein Follikel die zugehörige tubulöse und alveoläre Drüse verlor, auch den Musculus arrector; überhaupt jede Muskulatur, auch die glatte. Letzteres ist um so auffallender, als die Haare ausgesprochene Sinushaare sind mit stark entwickeltem Haarbalg und umfangreichem Blutsinus, wie die „Spürhaare", denen ja auch ihre Lage entspricht (Fig. 216). Damit wird die Regel bestätigt, daß, wenn Haare verschwinden, die um die Mundgegend: die Spürhaare, es zuletzt tun, wie sie denn auch zuerst entstehen. Damit ist gleichzeitig die Annahme berechtigt, daß die Cetaceen von Tieren abstammen mit gut entwickelten und zahlreichen Spürhaaren. Gegenüber deren gewöhnlichem Verhalten ist bei Cetaceen insofern ein progressiver Prozeß zu verzeichnen, als nach Japha die Versorgung ihrer Tasthaare mit Nerven eine außergewöhnlich reiche ist durch Vermehrung der Nervenfasern und deren ausschließliche Endigung in Lamellenkörperchen im inneren Haarbalg. „Wenn wir als Durchschnittszahl 400 Nervenfasern auf ein Haar eines Bartenwals rechnen und für das Kinnhaarfeld nur 25 Haare setzen, so endigen allein auf diesem verhältnismäßig kleinen Hautbezirk 10000 Nervenfasern in den Lamellenkörperchen." Hier liegt also, und gerade an dem vorspringenden Kinn ein wichtiges Tastsinnesorgan vor, das vielleicht den fehlenden Geruchssinn ersetzt. Sehen wir von dem einzelnen dicken Haar ab, das Eschricht in dem äußeren Gehörgang von Balaena antraf, so ist der übrige Körper bei allen Cetaceen stets nackt.

Vielleicht mit Ausnahme von Neomeris, von dem Kükenthal vermutet, daß Haare auch noch in der Rückengegend auftreten.

Während bei anderen, wenig behaarten Säugetieren stets noch Hautdrüsen vorkommen, fehlen diese den Cetaceen vollständig mit Ausnahme von Konjunktival- und Milchdrüsen, die beide unten zur Sprache kommen sollen.

Die Epidermis, die über 5 mm dick werden kann, verdankt dies der Ausdehnung des Stratum Malpighii (I, S. 5). Ihm gegenüber ist die Schicht echt verhornter Zellen, die ein zähes Stratum corneum bilden, sehr dünn. Neben fein zerteiltem Pigment in den Epidermiszellen treten zwischen diesen verzweigte Pigmentzellen auf, die beide die schwarze oder tiefblaue Hautfarbe hervorrufen, die namentlich auf der Rücken- oder Seitenfläche so häufig vorkommt.

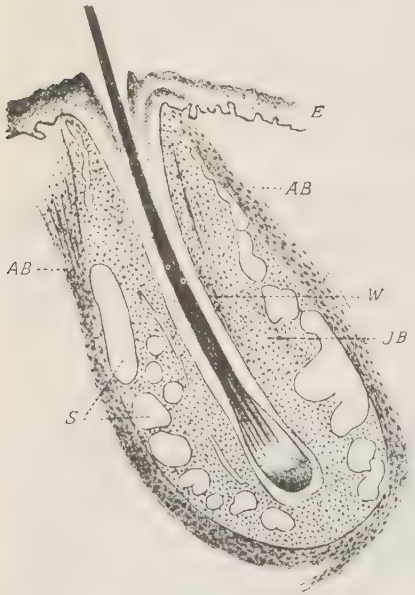


Fig. 216. Schnitt durch einen Haarfollikel der Unterlippe eines Foetus von Balaenoptera acuto-rostrata von 95 cm Länge. *E* Epidermis; *AB* äußere Balglage; *IB* innere Balglage; *S* Blutsinus zwischen den beiden Balglagen; *W* Wurzelscheiden des Haares, aus einer äußeren und inneren Lage bestehend.

Ein eigentliches Corium, das sich scharf absetzt vom subkutanen Bindegewebe, resp. vom Panniculus adiposus, fehlt oder ist nur gering ausgebildet. Letzteres ist bei Monodon, Delphinapterus und einigen anderen der Fall. Sonst ist das Corium fetthaltig, ist somit Panniculus adiposus mit Ausnahme des schmalen, fettfreien Papillarkörpers, welcher hohe Lederhautpapillen, die nur Blutgefäßschleifen enthalten, in die Epidermis sendet. Hautnerven spielen eine sehr untergeordnete Rolle; glatte Hautmuskeln fehlen.

Dieser Panniculus adiposus, diese mit elastischen Fasern gemengte Specklage, um derentwillen in erster Linie die Bartenwale seit Jahrhunderten gejagt werden, leistet teils als Wärmeschutz Dienst, teils und vielleicht noch mehr, um das spezifische Gewicht des Tieres zu vermindern und dessen Körper mit einer elastischen Lage zu umhüllen im Hinblick auf erhebliche Druckschwankungen, denen die Tiere beim Tauchen in großen Tiefen unterliegen. Unter dem Panniculus adiposus liegt ein hochentwickelter Panniculus carnosus, der als ununterbrochene Lage nahezu den ganzen Körper einhüllt, so jedoch, daß er am Rücken und Schwanzstiel aponeurotisch wird. Er ist durch eine laterale bindegewebige Raphe, die sich von der Achsel der Vorderextremität bis hinter den Anus erstreckt, in eine dorsale und ventrale Hälfte verteilt.

Die Hautdecke bietet noch weitere Besonderheiten. Der Schwanz endet in einer Schwanzflosse, welche die ältere Zoologie gegenüber der

vertikalen Schwanzflosse der Fische als horizontale unterschied. Beide haben aber nichts gemein, da die Schwanzflosse der Cetaceen nicht von Skeletteilen gestützt wird. Sie ist vielmehr nur eine endständige, horizontale Verbreiterung der Schwanzhaut in Form zweier Flügel, die jederseits als laterale Falte entstehen. Eine ähnliche tritt bei Sirenia auf. Auch läßt sich in Zusammenhang hiermit der lateral verbreiterte Ruderschwanz des Bibers nennen und, mit Flower, der Schwanz mit seitlichen Hautsäumen von Lutra (Pteronura) brasiliensis. Im Hinblick auf die später zu besprechende Asymmetrie des Schädels verdient hervorgehoben zu werden, daß nach Kükenthal bereits bei Embryonen die Asymmetrie der Schwanzflosse in die Erscheinung tritt, indem der rechte Flügel derselben breiter ist als der linke.

Übrigens ist die Schwanzflosse eine funktionelle Anpassung an das Leben im Wasser, ebenso wie die Rückenflosse. Auch diese ist eine Hautfalte ohne Skeletteile, die dorsal gerichtet ist. Sie fehlt oder ist nur gering entwickelt, z. B. bei Küstenformen wie Delphinapterus, Monodon, Neophocaena. Ihr Maximum erreicht sie bei dem pelagischen Orcinus (Orca) orca, der danach Schwertwal heißt. Diesem raschen Schwimmer dient sie zur Erhaltung der Gleichgewichtslage, wie der Kiel dem Schiffe. Mit enormer Zunahme des Kopfes wird sie klein wie bei Physeter, Balaenopteriden oder schwindet wie bei Balaena. Sie kann aber auch anderwärts ganz fehlen. Anatomisch läßt sie sich dem Buckel der Kamele vergleichen. Sie erhält erst spät ihre definitive Form und entsteht jedenfalls erst relativ spät aus einem kontinuierlichen dorsalen Hautsaum. Eine ähnliche flossenartige Bildung, die als „Analflosse" angesprochen werden könnte, ist von Megaptera bekannt.

Die Balaenopteriden heißen „Furchenwale" nach den sogenannten Kehlfurchen: longitudinale, parallele, tiefe Hautfurchen, die je nach der Art zu 20—60 auf der Ventralfläche der vorderen Körperhälfte angetroffen werden, Ausdehnung der Haut gestatten beim Öffnen des Rachens und Erweiterung desselben durch Niedersinken der Zunge. Es ist somit eine, phylogenetisch erst spät erworbene Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme (s. unten), die in anderer Weise statthat als bei den verwandten Balaeniden mit glatter Bauchfläche. Die Ausdehnung dieser Furchen über die Kehle hinaus nach hinten führte zu der an und für sich plausiblen Ansicht, die Schulte (1916) näher erörterte, daß sie auch eine Rolle spielen bei der Atembewegung. Diese Ansicht wird dann aber wieder abgeschwächt durch die Tatsache, daß sie den Balaeniden fehlen, trotz der Gleichheit des Baues ihres Brustkorbes mit dem der Balaenopteriden.

Eigentümliche Horntuberkel treten auf der Rückenfläche in der Gegend der Rückenflosse und auf dieser bei Phocaena spinipinnis Burm. auf. Auch bei anderen Phocaena-Arten und bei Globicephala finden sie sich, namentlich auf der Vorderfläche der Rückenflosse. Man will sie als letzte Reste eines Hautpanzers betrachten [Kükenthal], der namentlich bei Neophocaena im Zentrum der Rückenhaut in Gestalt regelmäßiger Plättchen auftritt, die man für osteodermaler Art hält und die damit sich anschlössen an den Hautpanzer, den Joh. Müller zuerst vom miocänen †Delphinopsis Freyeri beschrieb. Kükenthal vermutet neuerdings, daß die Hautplatten von Neophocaena phocaenoides in ihrer Mitte Haaranlagen trugen. Hier sei der als „bonnet" bekannten ovalen, bis zu 28 bei 20 mm großen epidermoidalen Exkreszenz gedacht, die bei Balaena australis der

südlichen Hemisphäre in der Mitte des Vorderkopfes beobachtet ist. Sie besteht aus verhornter Epidermis, ist aber ihrer Bedeutung nach rätselhaft.

Bezüglich des Milchdrüsenapparates hat G. Guldberg für die Zahnwale festgestellt, daß seine Anlage zu beiden Seiten der Anlage des Geschlechtshöckers beginnt, wenn die ihm benachbarten temporären Hintergliedmaßen im Begriff sind, zu verschwinden. Nach Kükenthal sollen bei ihnen 4 Zitzen jederseits sich anlegen. Von diesen kommt aber je nur eine zur definitiven Ausbildung. Sie liegt beim erwachsenen Weibchen jederseits von der Vulva in einer langen spaltförmigen „Zitzentasche", die aber mit der embryonal auftretenden, wie wir sie durch Bresslau kennen (I. S. 41), wohl nichts zu schaffen hat; daher besser „Zitzenscheide" zu nennen und vermutlich eine Neubildung der Cetaceen ist. Gleicherweise verhalten sich die Bartenwale; über das Anfangsstadium ihrer Zitzen ist

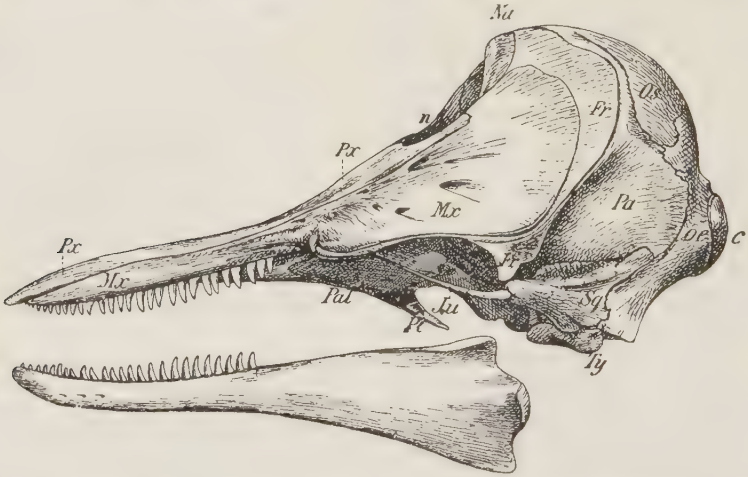


Fig. 217. Schädel von Delphinus. Nach Boas. *C* Condylus occipitis; *Fr* Frontale; *Ju* Jugale; *Mx* Maxillare; *n* Nasenloch; *Na* Nasale; *Oe* Exoccipitale; *Os* Supraoccipitale; *Pa* Parietale; *Pal* Palatinum; *Pt* Pterygoid; *Px* Intermaxillare; *Sq* Squamosum; *Ty* Tympanicum und Bulla tympani.

aber zur Zeit nichts Sicheres bekannt. Zur Zeit der Laktation ragt die Zitze aus dieser Scheide vor. Sie wird vom Ausführungsgang durchzogen, der sich bald zu einer Zisterne erweitert, in welche die Ausführungsgänge der Milchdrüse, gleichfalls erweitert, einmünden. So wird ein System von Räumen erzielt, in welchen die Milch sich ansammeln kann. Die Milchdrüse ist eine langgestreckte Drüse, die von der Haut geschieden wird durch einen kräftigen Hautmuskel. Durch seine Kontraktion wird die in der Zisterne angehäufte Milch mit Kraft dem Jungen ins Maul gespritzt, da letzteres ja unter Wasser nicht saugen kann, ihm auch muskulöse Lippen fehlen, um die Zitze zu umfassen, die es höchstens ergreifen kann. Auch beim Männchen treten Zitzenrudimente auf, und zwar zwischen Penis und Anus. Bei Bartenwalen haben sie die Lage wie bei den Weibchen bewahrt, in Gestalt zweier schlitzförmiger Gruben hinter dem Penis. Ähnlich verhält sich Lagenorhynchus; bei Globicephala und Orcinus (Orca) liegen sie dem Anus näher, bei ersterem als vorspringende Zitzen in runder Öff-

nung. Gegenüber dieser Duplizität bei Zahnwalen ist es bei Phocaena eine einzige Öffnung dicht vor dem Anus, aber mit zwei Zitzenrudimenten, deren zugehörige Zitzenscheiden in der Mittellinie verschmolzen sind.

Bekanntlich fehlen den Extremitäten der Cetaceen Nagelbildungen, Leboucq und Kükenthal meinen aber in der embryonalen Hand, oberhalb der endständigen Phalangen „rudimentäre Nagelanlagen", die aber nur vorübergehend angelegt werden, nachweisen zu können.

Am Skelet fällt der spongiöse Bau aller Knochen und ihr großer Fettreichtum auf. Der Schädel ist in seinem Gehirnteil äußerst verkürzt, verbreitert und abgerundet und charakterisiert durch derartige Ausdehnung des Supraoccipitale unter Verschmelzung desselben mit dem Interparietale, daß es mit dem Frontale sich verbindet und bei Odontoceti das Parietale von dem Schädeldach ausschließt, womit demnach die Sagittalnaht wegfällt. Als Regel treten zwei deutlich getrennte Condyli auf. Als individuelle oder artliche sekundäre Abänderung kann aber Verschmelzung zu einem einzigen großen nierenförmigen Condylus auftreten. Wie bei Sirenia und

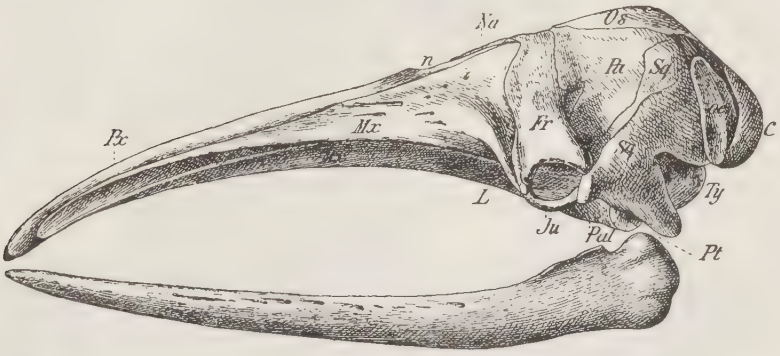


Fig. 218. Schädel von Balaena Sieboldi (japonica), Fötus. Nach Eschricht. Verkleinert. *L* Lacrymale. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 217.

Elefant kann auch bei Cetaceen ein eigener Canalis hypoglossi, zuweilen nur an einer Seite, fehlen. Der XII. Nerv zieht dann, wie auch bei Echidna, zusammen mit dem Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius durch das Foramen jugulare (For. lacerum posterius). Das Frontale ist in eine große supraorbitale Platte ausgezogen, welche die Augenhöhle überdacht (Fig. 220). Hieran beteiligt sich das Maxillare mit einem Fortsatz, der bei Odontoceti den supraorbitalen Teil des Frontale überdeckt, bei Mystacoceti sich vorn an denselben anlehnt. Mit dieser supraorbitalen Platte, welche die Augenhöhle und die nicht von ihr getrennte verhältnismäßig kleine Temporalgrube überdeckt, verbindet sich ein Fortsatz des Squamosum, welcher die Gelenkfläche für den Unterkiefer trägt und in einem rudimentären, verformten eigentlichen Proc. zygomaticus endet. Letzterer hat bei Platanistidae seine ursprüngliche Form und großes Ausmaß bewahrt, entsprechend der weit umfangreicheren Temporalgrube. Ihr fehlt denn auch die Überdachung durch einen Proc. orbitalis des Frontale und Maxillare, was alles auf eine stärkere Ausbildung der Kaumuskeln und ausgiebigere Kaufunktion weist. Das Jugale liegt ganz unterhalb der Augenhöhle als dünner

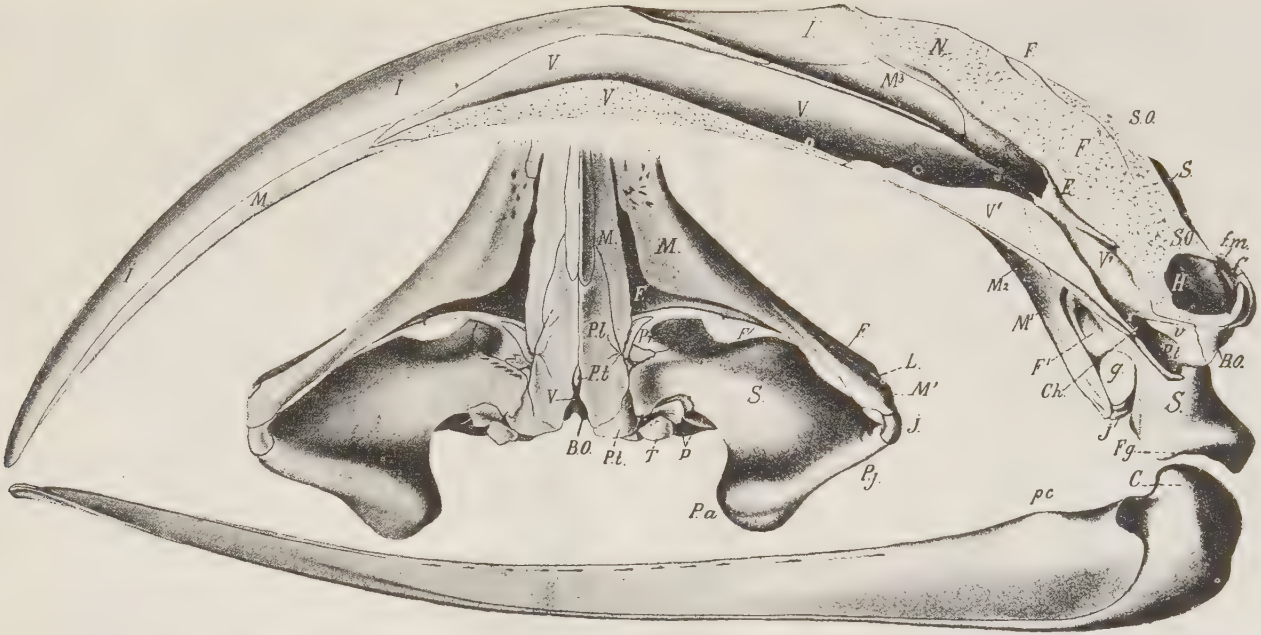


Fig. 219. Rechte Hälfte eines median durchgesägten Schädels von Balaena mysticetus nebst der rechten Unterkieferhälfte. In die Mundhöhle ist eingezeichnet die hintere Schädelhälfte von der Ventralfläche gesehen. *BO* Basioccipitale; *C* Condylus occipitis resp. Condylus des Unterkiefers; *Ch* Choane; *E* Ethmoid; *F* Frontale; F^1 Processus orbitalis des Frontale; *Fg* Fossa glenoidea; *fm* Foramen magnum; *g* Orbita; *H* Schädelhöhle; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; M^1 lateraler Processus orbitalis des Maxillare; M_2 hinteres Ende des Maxillare, wo es an das Palatinum stößt (in der Ventralansicht durch *M* angedeutet); M^3 Begrenzung der Nasenhöhle durch das Maxillare: Superficies nasalis ossis maxillaris; *N* Nasale; *P* Petrosum; *Pa* Processus articularis des Squamosum; *pc* Processus coronoideus des Unterkiefers; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *S. O* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *V* Vomer. Im Flächenbild muß *V* an Stelle von *Pt* unter *Pl* stehen; V^1 Beteiligung der Vomer an der Begrenzung der Nasenhöhle. Nach Eschricht und Reinhardt. Stark verkleinert.

Knochenstab, der vorn an das undurchbohrte, kleine Lacrymale sich anlegt, das auch mit benachbarten Knochen verschmelzen kann. Ein Canalis naso-lacrymalis fehlt. Auffällig verhält sich das Petrosum, da es nicht in den Schädelraum vorspringt und vielfach nur ligamentös mit dem Basi-

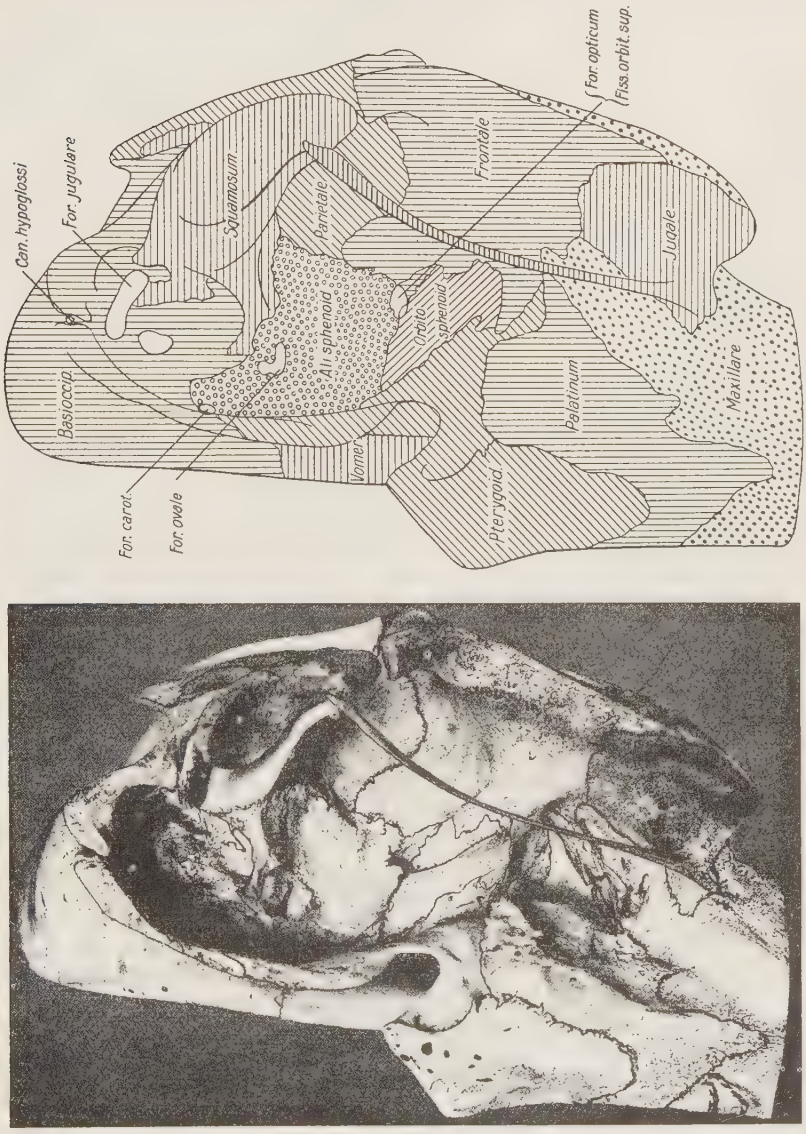


Fig. 220. Ventralfläche der Orbito-Temporalgegend von Lagenorhynchus albirostris. Nach einer Photographie und Deutung der Knochenteile von M. de Burlet.

und Exoccipitale, dem Alisphenoid und Squamosum verbunden ist. Es ankylosiert aber im erwachsenen Tier mit dem Tympanicum, das eine äußerst dickwandige umfangreiche Bulla ossea bildet, in welche die Eustachische Röhre einmündet und welche einen kurzen trichterförmigen (Schalltrichter)

äußeren Gehörgang aufweist, dessen äußere Ohröffnung durch die Membrana tympani geschlossen wird. Dieses Petrotympanicum fällt bei ligamentöser Verbindung leicht aus dem mazerierten Schädel und liefert die sogenannten Cetolithen, die in Meerestiefen, dank der Härte ihres Knochengewebes sich erhalten und von dort aufgefischt wurden. An der Innenseite des Petrosum liegt ein Raum, der mit der Schädelhöhle kommuniziert und dessen hinterer Teil dem Foramen lacerum posterius, dessen vorderer dem verengten Foramen lacerum anterius (For. jugulare) und Foramen ovale entspricht. Da ferner der Canalis caroticus durch das Basisphenoid zieht und das Foramen rotundum mit der Fissura sphenorbitalis sich vereinigt, so ist das Alisphenoid undurchbohrt. Auch der Nervus opticus zieht in der Regel nicht durch ein besonderes Foramen opticum, sondern durch die Fissura sphenorbitalis. Auffallend ist ferner die massale Entwicklung des Mesethmoid, namentlich bei den Odontoceti, wo es nur einzelne Foramina cribriformia zeigt.

Die Gesichtsknochen sind namentlich bei den Bartenwalen so erheblich verlängert, daß der Kopf bei Balaena endlich ein Drittel der ganzen Körperlänge beträgt. Ihre Anordnung ist auffallend asymmetrisch; bei Bartenwalen im allgemeinen weniger als bei Zahnwalen und unter diesen wohl am stärksten bei den Physeteridae. Die Asymmetrie äußert sich am stärksten in der Umgebung der Nasenlöcher und führt im rostralen Teil des Schädels, in verschiedenem Maße, zu einer größeren Dicke der Knochen der linken Seite, während die der rechten Seite breiter und nach links abgedrängt sind (Fig. 234). Da de Burlet bei einem nur 84 mm langen Embryo von Lagenorhynchus die linke Seite des Kopfes kräftiger ausgebildet fand, kann die Asymmetrie also bereits sehr früh auftreten. Ihre Ursache suchte Abel in dem Verschieben und Rudimentärwerden der Nasalia und des Interparietale. Nach Kükenthal beruht sie auf einer Korrelation von Schädel und der eigenartigen Bewegung der Schwanzflosse, die eine den Vorderkörper nach links drehende Komponente enthält, welche verursacht wird durch die asymmetrische Ausbildung der Schwanzflosse, deren rechter Flossenflügel von seiner embryonalen Anlage ab (s. oben) stets größer ist als der linke und schräger nach abwärts inseriert als dieser. Die linke Seite des Vorderkopfes sei dadurch einem stärkeren Wasserdruck ausgesetzt, was zur Verdickung seiner Knochen, Verkürzung des linken Maxillare und Intermaxillare und zur Verlagerung der Schnauzenachse nach links führt.

Maxillare, Intermaxillare und Vomer sind in die Länge gezogen und bilden einen Schnabel (Rostrum). Damit sind die Nasenlöcher weit nach hinten verschoben und liegen unmittelbar vor dem Hirnschädel. Die Verlängerung der maxillaren Schädelpartie und Verlagerung der Nasenlöcher ist ein allmählicher Erwerb, wie Vergleichung mit eocänen und miocänen Formen lehrt, bei denen (Zeuglodonten) die Nasenlöcher noch mehr nach vorn liegen und demgemäß noch durch lange, schlanke Nasalia begrenzt werden (s. unten). Auch bei den Bartenwalen sind letztere immerhin noch mäßig entwickelte und überdachen die Nasenöffnungen. Desgleichen sind hier die Nasenöffnungen noch nach vorn geöffnet und geben Zugang zu zwei Nasenkanälen, die nach hinten ziehen. Ihre hinteren Öffnungen werden aber durch Verlängerung des knöchernen Gaumens durch die Pterygoidea nach hinten verlagert. Letzteres ist auch bei Odontoceten der Fall. Unter diesen sind bei den Delphiniden die nasalen Enden der palatinalen Ptery-

goidea zu je einer Luftkammer aufgebläht, die hinten durch ein Loch mit den Nasengängen in Verbindung stehen. Der Verlauf der letzteren ist bei Odontoceten mehr oder weniger senkrecht (Fig. 238). Sie öffnen sich vor dem Hirnschädel, nach hinten begrenzt durch ganz rudimentäre Nasalia. Die Ontogenie rekapituliert deutlich diese allmähliche Entstehung des Schnabels, wie sie die Paläontologie lehrt.

Muschelbildungen treten bei Odontoceti ganz zurück. Bei Mystacoceti finde ich aber auch noch bei einer 5 m 80 cm langen Balaenoptera acuto-rostrata, neben einem Maxilloturbinale und langem Nasoturbinale, verschiedene Ethmoidmuscheln gut entwickelt (s. unten S. 373).

Bei Odontoceti sind die Mandibulae ein Paar gerader, seitlich zusammengedrückter Äste, welche vorn durch Symphyse oder Ankylose breit verbunden sind. Im Gegenteil sind sie bei Mystacoceti rund und nach außen gebogen, auch sind ihre dünnen Vorderenden nur durch Bindegewebe verbunden. Sie stimmen aber darin überein, daß der aufsteigende Ast beider rudimentär geworden ist und einen rundlichen Condylus trägt, welcher bei Mystacoceten nach oben, bei Odontoceten nach hinten gerichtet ist und bei beiden in einer untiefen Gelenkgrube des Squamosum sich bewegt. Deutlich trägt der Unterkiefer demnach die Spuren der Rückbildung infolge Rückganges des Kaugeschäftes, die sich auch in den gering entwickelten Kaumuskeln, im Rückgang des Gebisses und in der kompensatorischen Komplikation des Magens äußert. Die bogige Ausweitung der Unterkiefer der Mystacoceti geschah, um den Barten Raum zu geben.

Die merkwürdige Umformung des Schädels, wie sie deutlich aus unseren Figuren hervorgeht, bildet sich trotzdem erst während der individuellen Entwicklung und hat ihren Ausgangspunkt in einem, wie de Burlet darlegte, typischen Säugerprimordialcranium. So entsteht die fast sphärische Form der Hirnkapsel erst allmählich während der Entwicklung, in

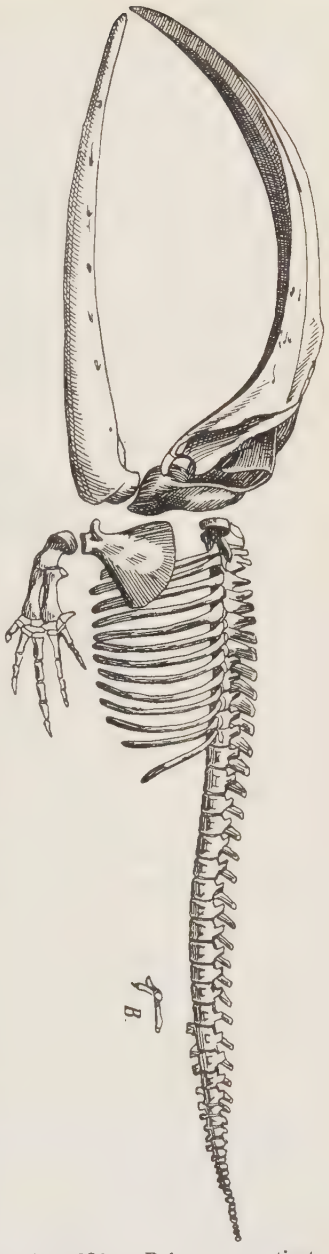


Fig. 221. Balaena mysticetus. Nach Eschricht und Reinhardt. Ungefähr 84 mal verkleinert.
B Rudiment des Beckens und der hinteren Extremität in situ.

erster Linie unter dem Einfluß der Verschiebung der Nasengänge vertikalwärts und ihrer äußeren Nasenöffnungen schwanzwärts (s. unten S. 371). Dabei wurde die Ethmoidalregion in Mitleidenschaft gezogen, das periphere Geruchsorgan zum Schwunde gebracht; bei Zahnwalen schließlich auch das Riechzentrum, was wieder auf die Verkürzung der Hirnkapsel einwirkte. Auf der anderen Seite leitete alles dies die Verlängerung und die Schnabelform des rostralen Teiles des Schädels ein. Die Verkürzung der Hirnkapsel wurde ferner beeinflußt durch die Verlagerung des Petrotympanicum, wodurch dies aus dem Boden der Hirnkapsel ausgeschaltet wurde und deren Breitenentwicklung förderte.

Am Zungenbein sind die hinteren Hörner (Thyreohyalia) ankylosiert mit dem Basihyale. Sie können die vorderen Hörner an Breite übertreffen. Letzteren scheint, wenigstens bei Odontoceti, ein Tympanohyale zu fehlen. Die Verbindung mit dem Schädel ist opisthotrematisch, entweder mit

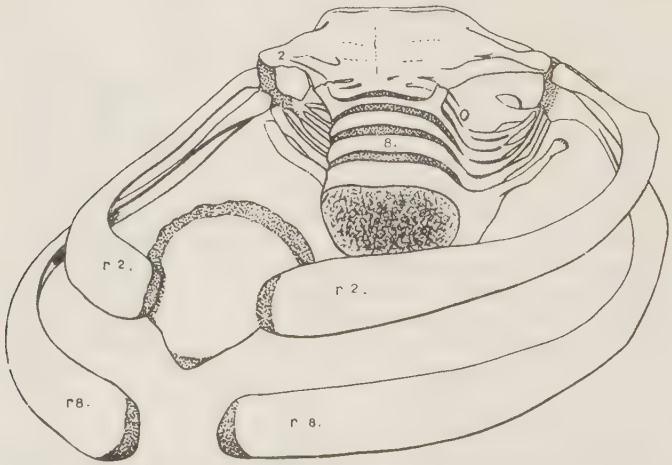


Fig. 222. Halswirbelsäule von Balaena mysticetus. Nach Eschricht und Reinhardt mit Deutung der Rippen nach M. de Burlet; vgl. den Text.

dem Petrotympanicum oder mit dem Processus paroccipitalis des Exoccipitale. Von den vorderen Hörnern kommt nur das Stylohyale zu knöcherner Ausbildung.

Die Wirbelsäule erfuhr erhebliche Veränderungen, die sich auf den Einfluß des Wasserlebens zurückführen lassen. Da ist z. B. zu nennen der Verlust der hinteren Extremitäten und damit die Rückbildung des Beckengürtels; die Bedeutung des Schwanzes als wichtigstes Werkzeug der Fortbewegung. Ferner die Umbildung der Halswirbel. Deren Zahl beträgt stets 7. Zunächst sind sie aber äußerst verkürzt, entsprechend dem Fehlen eines Halses. Sie bleiben dabei entweder alle selbständig wie bei Platanistidae, Delphinapteridae und den meisten Balaenopteridae; oder aber es hat Verschmelzung derselben in verschiedenem Umfang statt. Sie kann sich auf einzelne Wirbel beschränken oder alle 7 einbeziehen. Sie kann sich von der Verschmelzung der Wirbelkörper auf die Neuralbogen und schließlich auf die Dornfortsätze ausdehnen, wie bei Kogia und Grampus und bei Balaena selbst den ersten Dorsalwirbel einbeziehen.

Meist ist Atlas und Epistropheus durch Größe ausgezeichnet und dadurch geeignet, unter Mithilfe starker Nackenmuskeln, den umfangreichen Kopf in der Verlängerung der Wirbelsäule zu tragen. Die Grenze von Hals- und Brustwirbelgegend weist ungewöhnlich häufig einen Übergangszustand auf durch Auftreten einer Halsrippe, die seltener selbständig bleibt, häufiger mit der 1. Rippe verschmilzt, so daß diese zwei Gelenkköpfe hat, von denen der erste mit dem letzten Halswirbel artikuliert. Einen Schritt weiter geht de Burlet (1917), der ein ausgiebigeres Auftreten von Halsrippen vermutet, namentlich bei Balaenopteriden. Sie tun dies als freie Knochenstücke wie am Epistropheus, wo er eine rudimentäre Rippe, er nennt sie Rippe 2, wegen ihrer Beziehungen zum 2. Wirbel, beobachtete. Oder sie verknöchern mit den nächsten Rippen. Dieser Auffassung entsprechend ist in Fig. 222 die sogenannte 1. Rippe, die bei Balaena einzig mit dem Stern um sich verbindet, aber stets als Verschmelzungsprodukt beschaut wurde, als r 2 bezeichnet; die sogenannte 2. Rippe als r 8, entsprechend ihrer Befestigung am 8. Wirbel, aber außerdem am 7. und vorhergehenden Wirbeln.

Da ein Sacrum fehlt — als Folge der Rückbildung der hinteren Extremitäten —, lassen sich die thorako-lumbalen Wirbel von den kaudalen nur dadurch unterscheiden, daß letztere Sparrknochen (Hämapophysen) tragen (Bd. I, S. 109). Die postcervikalen Wirbelkörper sind kurz und ankylosieren erst spät mit den dicken Epiphysen, wenn der Längenwuchs ungefähr beendet ist. Ebenso wie bei ihnen sind auch an den zahlreichen Wirbeln des Schwanzes, deren Zahl zwischen 19 und ausnahmsweise (Phocaena dalli True) 49 schwankt, die Processus spinosi und transversi sehr groß, entsprechend der Bedeutung des Schwanzes als wichtigstes lokomotorisches Organ. Die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel ist sehr veränderlich; sie beträgt unter Odontoceti bei Inia 13+3, bei Hyperoodon 9+10, bei Delphinus 15+21 Wirbel. Von Mystacoceti hat z. B. Balaena 12 + 14 Wirbel. Im hinteren Teil der Brustwirbelsäule fällt die Verlängerung der Wirbelkörper auf. Die Processus transversi gehen als Regel im thorakalen Gebiet vom oberen Bogen aus. Mit diesen verbinden sich die Rippen, die bei Mystacoceti keine oder nur sehr lose Verbindung — und dann nur die vorderen Rippen — mit dem Wirbelkörper haben. Dem entspricht, daß höchstens die 2. und 3. Rippe ein vorspringendes Tuberculum und ein langes Collum hat. Das Capitulum costae fehlt stets; ausgenommen bei Rhachianectes, dem primitivsten Bartenwal, wo es, wie bei Odontoceten, bis zur 8. Rippe auftritt, zusammen mit Collum und Tuberculum costae; auch embryonal bei Balaenoptera. Da bei der Rückbildung der letzten Rippe deren Zusammenhang mit der Wirbelsäule überhaupt verloren gehen kann, kann auch die Grenze von Brust- und Lendenwirbeln verwischt sein (de Burlet).

Bei Odontoceti verlieren nur die hintersten Rippen die Verbindung mit dem Wirbelkörper und hängen im übrigen nur am Processus transversus, der bei Platanistidae seine ursprüngliche Bedeutung bewahrt hat. Seine wirkliche Bedeutung bei den übrigen Odontoceten, die von allgemeinerem Interesse ist, erklärt sich aus zweierlei Hergängen. Bei Physeteriden schnürt sich an den hinteren Brustwirbeln der Rippenhals, ohne rudimentär zu werden, ab und verschmilzt mit der Parapophyse. Letztere ist also mehr als die gewöhnliche Gelenkfläche für den Rippenkopf und wird daher von Abel (1909) Merapophyse genannt (I, S. 108), welche die Rippe trägt, während die Diapophyse rudimentär wird. Bei den übrigen Odontoceten

verbindet sich der Hals der Rippe mit der Diapophyse und wird rudimentär, während die Diapophyse Rippenträger bleibt. Gewöhnlich besitzen sie 7 sternale Rippen, von denen meist nur 5 sich direkt verbinden mit dem kurzen Sternum (I, S. 180), bei Mystacoceti aber ist das Sternum bis auf das Praesternum reduziert, dem zuweilen noch ein xiphisternaler Rest anhängt. Somit hat nur die erste Rippe sternale Verbindung, während die übrigen sich wie Costae fluctuantes verhalten und bedeutende Formveränderung, z. B. inspiratorischer Art, des Thorax gestatten (Fig. 222).

Gelenkige Verbindung der Wirbelkörper besteht bei der Kürze der Zygapophysen, die dazu auch nur vorne noch auftreten, nicht. Dicke

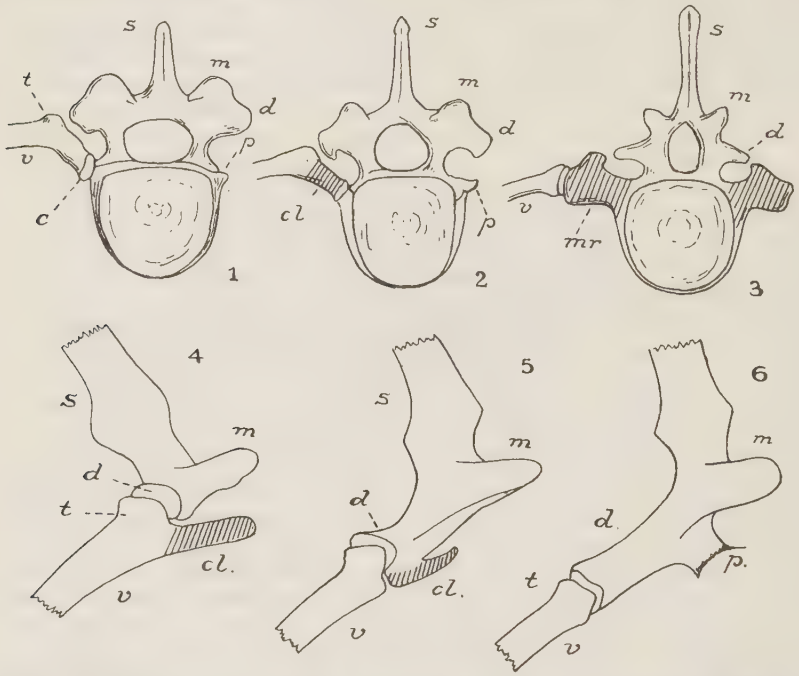


Fig. 223. *1, 2, 3* Achter bis zehnter thorakaler Wirbel von Physeter. Nach Flower. *4, 5, 6* Sechster bis achter thorakaler Wirbel von Lagenorhynchus albirostris von der Seite gesehen. Nach Gerstäcker. *c* und *t* Kopf und Tuberculum der Rippe; *cl* (gestrichelt) Rippenhals; *d* Diapophyse die in Fig. 3 mit der Parapophyse zur Merapophyse *mr* verschmolzen ist; *m* Metapophyse; *p* Parapophyse; *s* Processus spinosus; *v* Rippe.

Intervertebralscheiben verbinden aber die Wirbel und geben der Wirbelsäule hohe Elastizität.

Von den hinteren Extremitäten ist, mit Ausnahme von Platanista, stets noch ein Beckenrudiment bewahrt, in Gestalt von zwei tief im Fleisch verborgenen Knochenstäben, die jede Verbindung mit der Wirbelsäule verloren haben. Von ihnen entspringen die Corpora cavernosa penis und der Musculus ischiocavernosus. Hierin liegt wohl der Grund, daß sie nicht ganz verschwanden, und für uns der Anlaß, sie in erster Linie als Reste des Ischium aufzufassen. Bei Bartenwalen und ebenso auch bei Physeter macrocephalus ist, wie Abel (1907) nachwies, die Ähnlichkeit mit den Hüft-

beinrudimenten der tertiären Sirenia (z. B. + Halitherium) eine so weitgehende, daß kaum daran zu zweifeln ist, daß in diesen Fällen das Beckenrudiment Ischium, Pubis und Ilium umfaßt, was überdies auch durch die Lage des Acetabulum an der gleichen Stelle wie bei den tertiären Sirenen erhärtet wird (s. bei Sirenia). Bei Odontoceti treten nur sehr selten Rudimente des Femur als letzte Reste eines hinteren Gliedmaßenskeletes auf (bei Physeter macrocephalus nach Abel). Aber bei den Bartenwalen, insbesondere bei Balaena mysticetus, stehen mit einem umfangreicheren Beckenrudiment noch deutliche Reste von Femur und Tibia in Verbindung, die nach Lönnberg bei Balaena australis das Maximum ihrer Ausbildung zu erreichen scheinen mit deutlichen Rudimenten von Gelenken und Extremitätenmuskeln [J. Struthers], übrigens aber gleichfalls tief unter der Haut verborgen liegen (Fig. 241).

Eine über der Hautdecke prominente, vorübergehende, aber verhältnismäßig wohl ausgebildete Anlage der Hinterextremitäten tritt sehr früh beim Embryo auf [Guldberg, Kükenthal]. Sie erscheint jederseits in der Nähe des Geschlechtshöckers, um bald zu verschwinden. Alles berechtigt zu der Annahme, daß diese Erbstücke von landbewohnenden Vorfahren bereits früh bei den direkten Vorfahren der Cetaceen, die sich dem Wasserleben anpaßten, sich zurückbildeten infolge der starken Ausbildung des Schwanzes. Letzterer erreicht denn auch sehr früh bei Cetaceen-Embryonen ein großes Ausmaß.

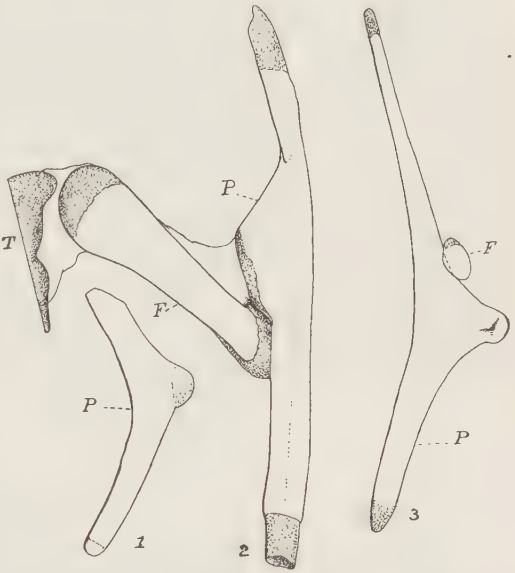


Fig. 224. Rudimente der Beckenknochen und hinteren Extremitäten. 1 von Balaenoptera borealis, linker Beckenknochen; nach Andrews. 2 linker Beckenknochen von Balaena australis, nach außen rotiert, um die Verbindung mit dem Femur zu zeigen; 3 von Balaenoptera musculus; *F* Femur; *P* Pubis; *T* Tibia. Nach Lönnberg.

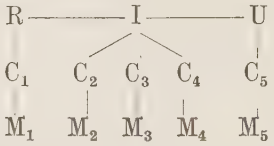
Das Auftreten von abnormen hinteren freien Extremitäten bei einer erwachsenen Megaptera nodosa, die, mit Haut, Speck und Fleisch bedeckt, jederseits von der Genitalöffnung 1,27 m hervorragten, hat R. Ch. Andrews bekannt gemacht. Dieser bekannte Cetologe deutet die darin enthaltenen stabförmigen Knochenteile als Femur, Tibia, Tarsus und Metatarsus; doch ist diese Homologisierung als fraglich anzusehen.

Dem vorderen Extremitätengürtel fehlt die Clavicula. Das Schulterblatt ist groß, fächerförmig, flach; ausnahmsweise fehlen ihm Acromion und Processus coracoideus. Arm und Hand sind zu einer Flosse ausgebildet, die bei Zahnwalen — bei der sich an ihrer Bildung der Humerus nicht beteiligt — rundlich und kurz bis sichelförmig, bei Bartenwalen aber meist

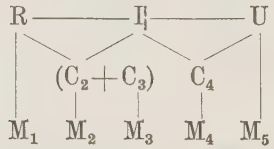
schmal und lang ist und bei Megaptera bis zu einem Drittel der Körperlänge erreicht. Diese Bildung wird dadurch erzielt, daß der äußerst kurze Humerus, dem stets ein Foramen entepicondyloideum fehlt, ferner die gleichfalls kurzen, dorsoventral abgeflachten und stark verbreiterten Radius und Ulna nebst Handwurzel und allen 4 oder 5 Fingern von einer gemeinsamen, engen Hautbekleidung unbeweglich umhüllt werden. Hand- und Ellbogengelenke bestehen zwar noch, sind aber funktionslos geworden durch straffe Verbindung der Knochen, die auch für die Handwurzel und Finger gilt. Nur der Humerus hat noch eine ausgiebige Bewegung im Schultergelenk mit dementsprechend gut ausgebildeter Muskulatur, so daß die Vorderflosse zum Steuern des durch Ruderbewegung des Schwanzes fortgetriebenen Körpers dient.

Trotz der absoluten gegenseitigen Bewegungslosigkeit der Skeletteile von Vorderarm, Hand und Finger scheinen, soweit bis jetzt bekannt, antebrachiale Muskeln nur den Delphinidae zu fehlen. Bei Platanistidae, Physeteridae und namentlich bei Mystacoceti sind sie, trotz mancher Rückbildung, noch relativ gut vertreten durch Flexoren und Extensoren des Carpus und der Finger, zu denen gut ausgebildete Streck- und Beugesehnen ziehen, wie aus den Untersuchungen von Struthers, Turner, Murie, Schulte, Kunze u. a. hervorgeht. Wichtig ist, daß beim Hyperoodon-Fötus die Reduktion der Fingermuskeln weniger weit vorgeschritten ist als beim erwachsenen Tier [Westling].

Bei den pentadaktylen Odontoceten entspricht der Carpus dem der übrigen Säuger, er kann ein, selbst zwei freie Centralia enthalten. Auch kommt ausnahmsweise (Hyperoodon) noch ein Carpale V vor, mit dem dann Digitus V artikuliert. Diesen Zustand gibt nebenstehendes Schema wieder[1]).



Häufiger aber als bei anderen Säugern treten Verschmelzungen, selbst Schwund von Carpalia auf, welche lange knorpelig bleiben. Sie führen zum gewöhnlichen Schema der Hand der Delphinidae:



Solche Reduktionen treten namentlich bei Verminderung der Zahl der Finger auf, wie bei Mystacoceti, wo die Fingerzahl, mit Ausnahme der pentadaktylen Balaena, vier beträgt. Kükenthal will dies dadurch erklären, daß, nicht wie sonst, der 1. Finger geschwunden sei, sondern der dritte. Die Pentadactylie von Balaena sei entstanden durch fingerartige

1) In diesem und dem folgenden Schema bedeutet: R Radiale (Scaphoid); I Intermedium (Lunatum); U Ulnare (Triquetrum); C_1—C_5 Carpale 1—5, bei Verschmelzung oder Schwund von Carpalia sollen die Zahlen nur Lagebeziehungen ausdrücken.

Ausbildung eines vor dem Daumen gelegenen Präpollex. Letzteres ist nach Lönnberg nicht aufrecht zu erhalten. Mit Braun, Winge, Kunze und Abel meine ich, daß dies auch gilt für den Schwund des 3. Fingers. Kükenthal begründet ihn durch das zeitweilige Auftreten eines mehr oder weniger segmentierten fingerartigen Knorpelstabes im 2. Interstitium zwischen 2. und 4. Finger bei Balaenoptera musculus L. Er soll ein Rest des 3. Fingers sein, der während der phyletischen Entwicklung infolge der Verschmälerung der Hand sozusagen aus seiner Lage herausgedrängt wurde. Dementsprechend sei dies Interstitium durch zwei Stämme des Nervus medianus versorgt. „Die Versorgung eines Interstitiums durch 2 Nerven läßt aber keinen Schluß zu bezüglich des Schwundes eines Fingers" (Kunze). Solches kann auch im 3. Interstitium vorkommen; kann auch statthaben in der pentadaktylen Hand der Odontoceten und ausnahmsweise auch anderwärts.

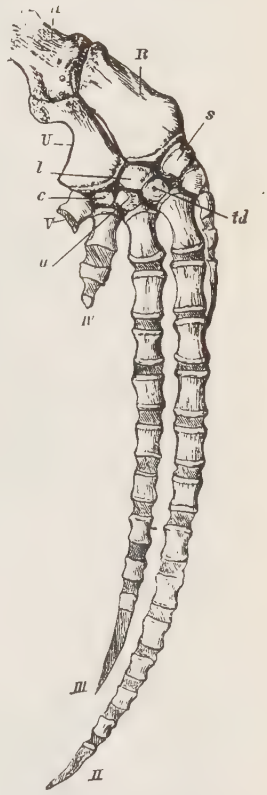


Fig. 225. Rechte Vorderextremität von Globicephala. Nach Flower. *H* Humerus; *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *td* Trapezoid; unterhalb *s* Trapezium; *u* Hamatum; *I—IV* 1. bis 4. Finger; *V* Mittelhandknochen

Die Finger zeichnen sich aus durch Vermehrung der Phalangen, die bei Bartenwalen, deren Phalangen an und für sich länger sind, meist nicht so erheblich ist wie bei Zahnwalen, wo bei Globicephala die Zahl der Phalangen des 1. bis 5. Fingers wenigstens folgende Zahlen erreicht: 4, 14, 11, 3, 1.

Gegenüber der Ansicht, daß diese „Hyperphalangie" ein primitiver Charakter sei [Albrecht und anfänglich Leboucq], vertraten ich und Kükenthal die Meinung, daß die Cetaceen unzweifelhaft von Landtieren abstammen, deren Nachkommen erst die Hyperphalangie erwarben als Anpassung an das Leben im Wasser, das ein Ruderorgan erheischte: eine Ansicht, der Leboucq sich später (1904) anschloß. Nur über den Weg, wie diese Hyperphalangie erworben wurde, gehen die Ansichten auseinander. Während Ryder und ich die Hypothese aussprachen, daß die Hyperphalangie eine adaptive, phalangenartige Segmentation eines über die drei Phalangen hinaus verlängerten Knorpelstrahles sei, huldigt Kükenthal der Ansicht, daß die Hyperphalangie sich durch Selbständigwerden der doppelten Epiphysen der Phalangen entwickelt habe. In Abweichung nämlich von den übrigen Mammalia haben die Cetacea an beiden Enden der Phalangen und der Metacarpalia Epiphysen [Struthers 1863]. Dieser Modus mag beigetragen haben zu der Phalangenvermehrung, er kann aber niemals z. B. die mindestens 14 Phalangen des 2. Fingers von Globicephala geliefert haben. Zur Zeit hat wohl die meiste Wahrscheinlichkeit eine durch Leboucq (1904) dargelegte Modifikation meiner Hypothese, der auch Symington sich anzuschließen scheint. Danach erfährt der embryonale Knorpel-

stab des zukünftigen Fingers der Säuger ein distales Wachstumshemmnis durch frühzeitige perichondrale Ossifikation, die wie eine endständige Kappe dem Ende der Nagelphalanx aufsitzt, dort wo die Nagelbekleidung sich formt. Bei Cetaceen ist die Bildung dieser perichondralen Kappe zeitlich hinausgeschoben. Der Knorpelstab des Fingers wächst dementsprechend über die Nagelphalanx hinaus, überzählige Phalangen bildend, deren Zahl erst Abschluß findet mit der früheren oder späteren Bildung der endständigen perichondralen Knochenkappe. Leboucq gibt hierzu ein Schema (Fig. 226, vgl. auch S. 344), aus dem folgendes hervorgeht. Zunächst, daß die stabförmige Verlängerung über die Nagelphalanx hinaus bei den Pinnipedia bindegewebig — nicht knorpelig — ist und von der volaren Seite der Phalanx und von dem Ende der Sehne des Flexors ausgeht, nicht von der Achse des Fingers. Sie kann also schwerlich, wie Ryder und ich wollten, das Material liefern für die überzähligen Phalangen. Dies tut der embryonal fortwuchernde axiale Knorpelstab der zukünftigen Finger, dessen Wachstum nicht bei der 3. Phalange gehemmt wird, sondern erst später und dementsprechend je nach der Art verschieden zahlreiche Phalangen liefert.

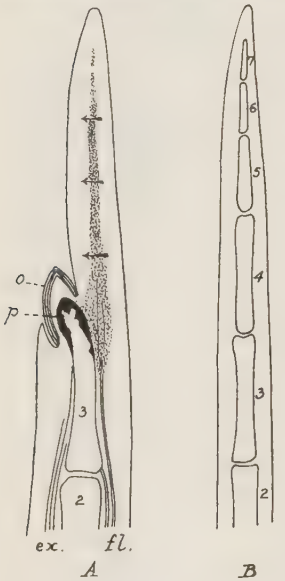


Fig. 226. Schema A eines Fingers eines Pinnipediers. Seine zungenförmige terminale Verlängerung enthält eine punktierte bindegewebige Achse, die in Abständen von Gefäßen, durch Pfeile angedeutet, durchzogen wird. *ex*, *fl* Streck- und Beugesehnen; *o* Nagel; *p* terminale perichondrale Knochenkappe. B Finger eines Wales mit 2 bis 7 Phalangen, nach Leboucq.

Das Gehirn ist ausgezeichnet durch seine kugelige Form, große Kürze und erhebliche Breite, sowie durch die einförmige Anordnung seiner zahlreichen tiefen Hauptfurchen und Hauptwindungen in sagittaler Richtung. Es ist absolut sehr groß. Guldberg bestimmte sein Gewicht für eine 19 m lange Balaenoptera musculus auf 6700 g, und bei anderen Balaenopteriden ist es zweifelsohne noch schwerer, womit das für Säuger höchste Hirngewicht erreicht wird. Relativ ist es aber bei den großen Arten sehr gering im Verhältnis zum Körpergewicht. Bisher liegen hierfür nur Schätzungen vor, die für Balaenoptera musculus $^1/_{14\,000}$, für Balaena mysticetus gar nur $^1/_{22\,675}$ ergeben. Bei kleineren Arten gestaltet sich das relative Hirngewicht günstiger. Bei Tursiops tursio fand ich es $^1/_{432}$, bei Phocaena $^1/_{105}$. Diese massale Ausbildung des Gehirns fordert tiefe Furchen, da diese allein den Zutritt arterieller und venöser Gefäße zu den tiefer gelegenen Teilen gestatten und gleichzeitig diese mit dem Subarachnoidalraum in Kontakt bringen konnten zum Zwecke der Abfuhr der Lymphe (Fig. 227). Die genannten sagittalen, gebogenen Furchen treten in der Dreizahl auf und geben auf der Oberfläche der Hemisphären Anlaß zur Bildung von vier Windungen, die man mit W. Turner die marginale, mediolaterale, suprasylvische und sylvische nennen kann. Sie umziehen in konzentrischem Bogen die Fossa Sylvii und weisen ihrerseits wieder sekundäre Windungen auf. Gegenüber dem Pallium tritt

das Rhinencephalon durchaus zurück, entsprechend der Rückbildung des Geruchsorgans. Dies geht so weit, daß bei Zahnwalen, z. B. den erwachsenen Delphinidae, der Nervus olfactorius ganz fehlt, bei anderen (Hyperoodon) ist er ganz unbedeutend und auch im besten Falle bei den Bartenwalen nur ein zarter Nerv. Die Cetaceen sind somit anosmatisch, höchstens mikrosmatisch, was sich auch äußert im Defekt des Lobus olfactorius und der geringen Ausbildung des Lobus hippocampi.

Fig. 227. Oberfläche der linken Hemisphäre von Monodon monoceros, nach W. Turner. Die marginale (*m*), mediolaterale (*ml*), suprasylvische (*ss*) und sylvische (*s*) Windung umgeben im Bogen die Fissura Sylvii (*FS*).

Dieser Rückbildung des zentralen Teiles des Geruchsorganes entspricht eine weitgehende und unter Säugern einzig dastehende Umänderung seines peripheren Teiles. Es wurde von demselben bereits hervorgehoben, daß es sich dem Wasserleben dermaßen angepaßt habe, daß es von dem gewohnten Zustand der Säugetiere durchaus abweiche, namentlich bei den Odontoceti, durch Verlagerung der Nasengänge scheitelwärts, so daß sie nicht mehr über der Mundhöhle nach vorn verlaufen, sondern vertikal vom Nasenrachengang, bezüglich von den Choanen zum Scheitel des Kopfes emporsteigen. Hier münden sie durch eine unpaare oder S-förmige, stets asymmetrisch gelegene, rundliche oder quere äußere Nasenöffnung: das Spritzloch (Spiraculum), aus, nachdem sie sich kurz vorher zu einem Kanal, dem äußeren Nasenraum, vereinigt haben. Einzig bei Physeter zieht dieser Kanal nach vorn zur Spitze des Kopfes, die durch die Weichteile und die unterliegenden Spermacetiräume hoch über die eigentliche Schnauzenspitze emporragt.

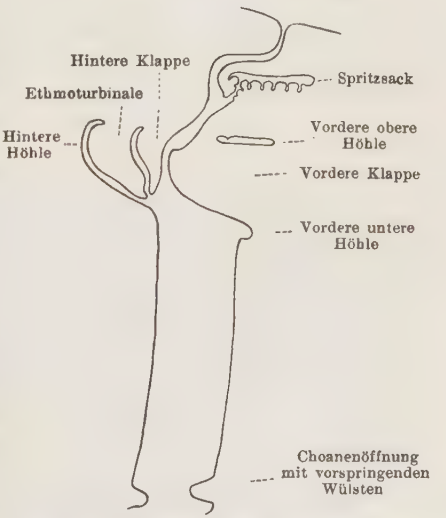


Fig. 228. Schema des Geruchsorgans von Phocaena. Nach K. Gruhl.

In diesen Kanal mündet eine hintere Nebenhöhle, die als olfaktorische Region anzusehen ist, da in ihr embryonal noch Rudimente von Ethmoturbinalia auftreten, zu denen noch Endzweige des Nervus olfactorius ziehen, die später (Delphinidae) mit dem Bulbus olfactorius total schwinden [Kükenthal]. Diese Reste der Nasenmuscheln bilden sich zu einem Nasenwulst oder zu den von Phocaena bekannten hinteren „Klappen" um (Fig. 229). Starke Gewebsentwicklung im Bereich der äußeren Nase, wodurch diese von der Schnauzenspitze nach hinten gedrängt wird, führt gleichzeitig zur Bildung andersartiger paariger Nebenhöhlen, in Zahl und Bau verschiedenartig je nach der Spezies. Von diesen ist die vordere untere ein abgetrennter Teil des Nasenraumes. Anders die beiden seitlichen, kurz unterhalb der gemeinsamen äußeren Nasenöffnung gelegenen. Diese paarigen „Spritzsäcke", die durch Rückbildung auch unpaar werden können und von starken Muskeln umgeben sind, zeigen vielerlei Abweichungen, worüber Gruhl

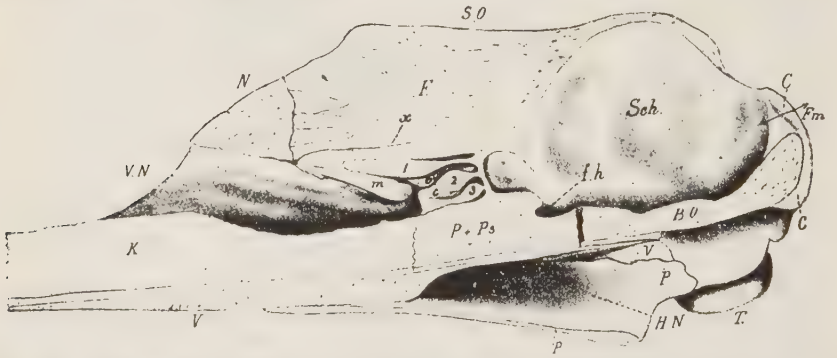


Fig. 229. Medianschnitt durch den Schädel von Balaenoptera acuto-rostrata juv. von 5,80 m Länge. Das Rostrum ist vorne abgeschnitten. *Sch* Schädelhöhle; *C* Condylus occipitalis; *Fm* Foramen magnum; *fh* transversale Grube zwischen den Foramina optica; *BO* Basioccipitale und Basisphenoid; *P* + *Ps* Präsphenoid; *V* Vomer; *P* Pterygoid; *T* Tympanicum; *SO* Supraoccipitale; *F* Frontale; *N* Nasale; *K* Knorpelmasse; *VN*, *HN* vordere und hintere (Choane) Nasenöffnung; *x* obere Grenze des Ethmoid; *m* Maxilloturbinale; *1* Nasoturbinale; *2* und *3* zweiter und dritter medianer Riechwulst; *b*, *c* zweiter und dritter lateraler Riechwulst.

berichtet. Sie sind spät auftretende Bildungen, die vielleicht ihr Analogon finden in seitlichen Aussackungen der äußeren Nase bei der Saiga-Antilope und bei der Robbe: Cystophora cristata Erxl. Es sei daran erinnert, daß die gebräuchlichen Termini „Spritzloch" und „Spritzsack" insofern irreführend sind, als durch sie kein Wasser ausgespritzt wird.

Der hier nur angedeutete komplizierte Bau, zu dem noch klappenartige Falten kommen, und der noch dazu beeinflußt wird durch die Asymmetrie des Schädels, ist wahrscheinlich nur eine Einrichtung, den Verschluß der Nasengänge zu sichern, der beim Tauchen in große Tiefen unter erheblichem Druck der Wassersäule eine Lebensfrage wird und gewissermaßen automatisch wirkt. Für seine ausgiebige Öffnung bei der Exspiration sorgt ein komplizierter Muskelapparat. Übrigens wirkt dem Eindringen von Wasser in die Luftwege auch entgegen, daß der Kehlkopfeingang geschlossen wird durch den muskulösen Ringwulst des Isthmus naso-pharyngeus, in welchen der Kehlkopf hineinragt (s. Fig. 238).

Verhältnismäßig weniger abgeänderte Verhältnisse zeigen die Bartenwale. Die geräumigen Nasengänge haben noch einen schrägen Verlauf; sie münden durch zwei allerdings scheitelwärts verlagerte, aber mehr nach vorn gerichtete Nasenlöcher aus, die ein schmaler Hautsaum, der die knöcherne Nasenscheidewand fortsetzt, scheidet. Nebenhöhlen fehlen, auch in dem außerhalb des Schädels gelegenen Teil, den ein kräftiger Muskel erweitert; der Verschluß geschieht automatisch. Entsprechend der besseren Entwicklung des Nervus olfactorius ist auch die Regio olfactoria weit besser ausgebildet als bei den Odontoceti.

Kükenthal wies embryonal noch Riechepithel nach auf den Ethmoturbinalia. Von diesen fand ich bei einer 5,80 m langen Balaenoptera acutorostrata hinter und über dem Maxilloturbinale ein langes Nasoturbinale und zwei mediale und drei laterale Riechwülste (Fig. 229).

Ein Jacobsonsches Organ tritt embryonal noch auf, auch haben alle Cetaceen rudimentäre Stensonsche Gänge, die an der Schnauzenspitze liegen.

Das Auge ist verhältnismäßig klein; entschieden rückgebildet ist es aber nur bei Platanista; bei einem 1,80 m langen Exemplar fand Anderson es nur von Erbsengröße, ohne Linse und mit rudimentären Muskeln.

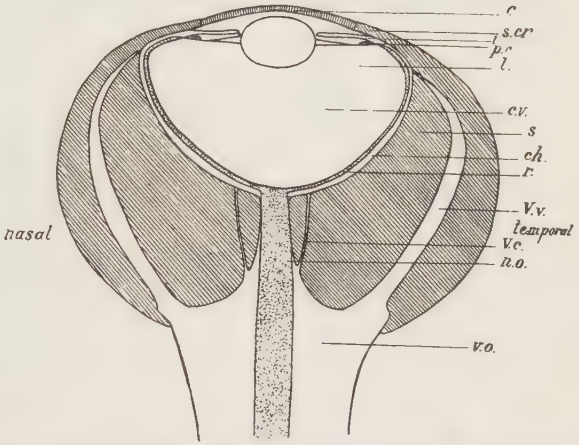


Fig. 230. Horizontalschnitt durch das Auge einer erwachsenen Balaenoptera physalus. Nach A. Pütter. *c* Cornea; *ch* Chorioidea; *cv* Corpus vitreum; *i* Iris; *l* Linse; *no* Nervus opticus; *pc* Processus ciliares; *r* Retina; *s* Sclera; *scr* Sulcus corneae; *vc* Vasa ciliaria; *vo* Opticusscheide; *Vv* Venae vorticosae.

Von der eigentümlichen Form des Bulbus gibt Fig. 230 eine Vorstellung. Allgemein haben sich die brechenden Medien durch eine abgeflachte Cornea und kugelförmige Linse an das Wasserleben angepaßt. Weiter hat das Auge ein bis ans Corpus ciliare reichendes sogenanntes Tapetum lucidum fibrosum. Im übrigen zeichnet es sich aus durch Einrichtungen zum Schutz gegen den Einfluß des Wassers und gegen die plötzlichen, bedeutenden Druckschwankungen beim Tauchen. Auf letzteres zielt ab die ungeheuer dicke Sklera und die dicke Lage von Wundernetzen, die als elastischer Schlauch den Nervus opticus umhüllen. Hieraus erklärt sich auch wohl der Umfang der geraden und schiefen Augenmuskeln und des Musculus retractor bulbi. Solche bedeutende Muskelmasse wäre nicht nötig für die Bewegung des Auges; sie bildet vielmehr eine elastische Hülle. Auffallender noch ist bei der Rigidität der Lider, daß an Stelle des gewöhnlichen Musc. levator palpebrae superioris und des vereinzelt vorkommenden M. depressor palpebrae inferioris, jeder der vier Musculi recti eine sehr starke Portion abspaltet die zu einem gewaltigen muskulösen Kegelmantel vereinigt als Musculus palpebralis

in die Lider ausstrahlen. Auch damit wird eine elastische Umhüllung um das Auge und seine Nachbarteile erzielt.

A. Pütter meint ein hydrostatisches Sinnesorgan, das die Zahnwale von Druckschwankungen unterrichten soll, in einem abgesprengten Stück Retina zu erkennen, das hinter dem Iriswinkel im Corpus ciliare liegt. Dieses bei Hyperoodon entdeckte „Tiefenorgan" ist zur Zeit wohl noch zweifelhaft und jedenfalls kein Allgemeingut der Wale. Pütter will nämlich bei Delphinapterus seine Anlage wiedererkannt haben in einer Retinalfalte in einer Ausbuchtung der Sklera gelegen. Diese Falte wurde von ten Doesschate als vorübergehende Bildung längs einem großen Teil der Iriswand angetroffen, ohne daß sie Anlaß gab zur Entstehung eines außerhalb der Retina gelegenen Organs, das er bei verschiedenen Arten vergeblich suchte.

Eine eigentliche Tränendrüse, Tränenpunkte und ein Tränen-Nasengang fehlen; auch eine eigentliche Nickhaut, Lidranddrüsen und ein Tarsus.

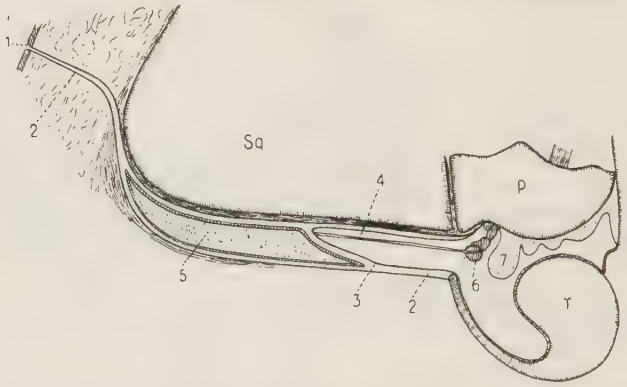


Fig. 231. Schematischer Schnitt durch das Gehörorgan der Bartenwale. *1.* Äußere Ohröffnung; *2.* Membranöser Gehörgang; *3.* Trommelfell; *4.* Bändchen, welches das Trommelfell mit dem Hammer verbindet; *5.* Sekretpflock im membranösen Gehörgang; *6.* Gehörknöchelchenkette; *7.* Schleimhautverdickung der Paukenhöhle; *p* Petrosum; *sq* Squamosum; *t* Tympanicum. Nach Hanke.

Der Konjunktivalsack, auch insoweit er das Auge bekleidet, wird ausgiebig gegen das Wasser, das ihn umspült, geschützt durch das fettige Sekret der Harderschen Drüse, die sich in einem Kranz von Einzeldrüsen längs dem Fornix conjunctivae fortsetzt, die hier am lateralen Augenwinkel eine Lage einnehmen können, die derjenigen der Tränendrüse entspricht. Dazu kommt, als Unikum unter Säugetieren, ein unter der Conjunctiva palpebralis liegendes, geschlossenes Stratum von „Konjunktivaldrüsen" [M. Weber 1886][1]).

Unter dem Einfluß des stationären Wasserlebens erfuhr das Gehörorgan weitgehende Umänderungen in seiner äußeren und mittleren Sphäre. In ersterer schwand eine hervorragende Ohrmuschel bei den erwachsenen Tieren. Nur bei den Zahnwalen hat sich noch ein Ohrknorpel erhalten, der dem tieferen Teil des membranösen Gehörganges anliegt. Trotzdem darf seine äußere Hälfte, nach Bönninghaus, als in die Tiefe geratene Ohrmuschel

1) Unrichtigerweise wird die Entdeckung derselben durch Broman u. Ask (1910) Pütter zugeschrieben.

gelten, da von den 4—5 rudimentären Ohrmuskeln jedenfalls einer der Ohrmuschel angehört. Diese Muskeln, von denen sich noch zwei auch bei Balaenoptera erhalten, wurden funktionslos ebenso wie der Gehörgang, der mit kleiner Öffnung hinter dem Auge beginnt, dessen Lumen aber nicht mehr offen steht. Bei Bartenwalen ist es durch einen Sekretpflock geschlossen. Bei letzteren ist das Trommelfell fingerförmig nach außen gewölbt (Fig. 231) und funktionslos wie das äußerst dicke, schwingungsunfähige, aber noch nach innen konvexe der Zahnwale. Seine Verbindung mit den voluminösen Ohrknochen ist eine lose geworden. Letztere selbst sind synchondrotisch verbunden; der Hammer ist mit der Paukenwand, der Steigbügel mit dem ovalen Fenster fest verbunden, das runde Fenster verstopft. Musculus tensor tympani und stapedius zeigen keine Degeneration, ebensowenig das Labyrinth. Letzteres ist nach Bönninghaus akustisch isoliert durch Abrücken des Petrotympanicum vom übrigen Schädel (s. oben). Damit ist die Fortleitung der Schallwellen direkt durch die Kopfknochen, die Claudius noch forderte für das Hören der Wale, nach Möglichkeit abgeschwächt, damit auch deren störende Interferenz auf die Leitung des Schalles durch den knöchernen Trichter der Bulla, durch die ankylosierten Gehörknöchelchen und durch das ovale Fenster auf das Labyrinthwasser. Bönninghaus betrachtet diese Fortleitung durch die Knochenkette als eine molekulare, nicht als eine molare oder Massenbewegung. Die Tuba Eustachii zieht von den Nasengängen zur Bulla ossea und mündet hier in die Paukenhöhle. Deren Schleimhaut stülpt sich bei Bartenwalen zu vier, bei Zahnwalen zu noch zahlreicheren, verschieden großen pneumatischen Hohlräumen aus, die nicht, wie bei Luftsäugetieren, in die Knochen eindringen, sondern zwischen diesen und den benachbarten Weichteilen an der Basis des Schädels und im Bereich der Augenhöhle sich ausdehnen. Sie dienen der akustischen Isolation des Petrotympanicum, aber auch zur Erleichterung des Kopfes dem übrigen Körper gegenüber.

Es kann ja mit nicht genug Nachdruck hervorgehoben werden, daß alles darauf abzielt, die äußere Nasenöffnung mühelos zum Zwecke der Respiration über den Wasserspiegel zu erheben. Dadurch erklärt sich die Verlagerung der Nasengänge, woran sich anknüpft die Umbildung des Kopfes, seine soeben beschriebene Pneumatisierung, seine gestreckte Haltung, die den Bau der Wirbelsäule beeinflußte usw.

Bezüglich des Labyrinthes sei noch hervorgehoben, daß die Bogengänge die kleinsten sind unter Säugern, auch auffallen durch die Kleinheit ihres Kreisabschnittes. Auch die Zahl der Windungen der Schnecke zwischen $1\frac{1}{2}$ und 2 und etwas darüber ist die niedrigste unter ditremen Säugern; das Vestibulum ist röhrenartig.

Das Gebiß ist in all seiner Eigenart ein Resultat der Anpassung an das Wasserleben. Zu seinem Verständnis gehen wir aus von den neuen, namentlich durch Fraas, v. Stromer und Abel erreichten paläontologischen Ergebnissen, die Abel übersichtlich dahin zusammengefaßt hat, daß wir von dem heterodonten Gebiß der +Creodonten ausgehen mit der Zahnformel $\frac{3.\,1.\,4.\,3}{3.\,1.\,4.\,3}$, wie sie versinnbildlicht ist in dem mitteleocänen Odontoceten +Protocetus atavus (S. 396). Die stets stationäre aquatile Lebensweise führte dann in verschiedener Richtung zu den Endresultaten, denen wir bei den heutigen Cetaceen begegnen, in deren Gebiß progressive und regressive Veränderungen wunderbar gemischt sein können, die aber schließlich alle

in einer funktionellen Rückbildung desselben kulminieren, die bei einzelnen Gruppen in verschiedener Weise in dessen Schwund endigt. Ausgehend von der obengenannten Urformel mit 44 Zähnen beim landlebenden Vorfahren tritt nach Abel auf dem Wege zur Ausbildung der +Squalodontiden zunächst im jederseitigen Prämolarenabschnitt eine starke Vermehrung der mehrwurzeligen, vorn und hinten gezackten Backenzähne bis auf 12 Zähne auf, woraus ein polyodontes Gebiß mit bis ungefähr 60 Zähnen resultiert. Aus diesen +Squalodonten entstanden einmal die Physeteriden, indem die schneidende Krone konische Form annahm und die bifide Wurzel durch Verschmelzung einfach wurde unter bedeutender Größenzunahme und Vermehrung der Zementschicht. Dies führte zum Gebiß des heutigen Physeter, bei dem nur die homodonten großen Zähne des Unterkiefers zur vollen Entwicklung kommen, aber ihre Emaillage verloren. Diese er-

Fig. 232. Mesoplodon (Dioplodon) sechellense. Nach v. Beneden et Gervais. *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *M* Maxillare; *PL* Palatinum; *Pr* Parietale; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *Z* einziger, großer Zahn im Unterkiefer.

hält sich in den wenig zahlreichen Unterkieferzähnen der naheverwandten Kogia, die überdies noch ein rudimentäres Paar im Oberkiefer aufweisen kann. Gegenüber dieser progressiven Veränderung nach Zahl und Ausmaß der Zähne im Unterkiefer der Physeteriden erfuhr also deren Form und Aufbau Rückbildung, die im Oberkiefer zum Stillstand ihrer Entwicklung und ihrer Retention im Zahnfleisch führte.

Von den +Squalodonten leiten sich auch die Ziphiiden her unter noch auffälligeren Geschehnissen des Gebisses. So verkalken bei Hyperoodon die Zähne zwar noch, bleiben aber im Zahnfleisch verborgen bis auf einen einzelnen, der in jeder Unterkieferspitze hervorragt. Auch bei Mesoplodon (Fig. 232) tritt nur im Unterkiefer jederseits ein Zahn zutage, der eine gewaltige, hauerartige Form bekommt. Diese und andere Fälle ganz ungleichartiger Entwicklung innerhalb der Reihe der Zähne bei Odonto-

ceti sind wohl nicht als letzter Ausfluß der früheren Heterodontie zu betrachten; vielmehr als eine sekundäre Heterodontie, die sich aus einem polyodonten, homodonten Gebiß entwickelte und mit Abel als Pseudoheterodontie zu bezeichnen wäre.

Die Vorgeschichte der übrigen Zahnwale ist zur Zeit noch dunkel. Wir dürfen aber annehmen, daß auch bei ihnen ein ähnliches oligodontes, heterodontes Gebiß der Ausgangspunkt war. Wie in den oben beschriebenen Fällen wurde dasselbe unter dem Einfluß der stets zunehmenden stationären aquatilen Lebensweise bei gleichzeitiger Verlängerung des Rostrum vielzähnig. Es wurde eben reduziert zu einem Greiforgan, da die Kaufunktion stets mehr wegfiel; einerseits durch die Verlängerung der Kiefer, zu deren Kaubewegung die benötigte Zunahme der Muskulatur nicht mehr beschafft werden konnte, andererseits durch die Unterdrückung der Kaubewegung, die bei tauchenden Tieren nicht ausführbar war, ohne sie zu zwingen, zu deren Ausführung immer wieder an die Oberfläche zu kommen. Dieser Zirkelgang der Einflüsse konnte bei Delphinen zur Vermehrung des Gebisses bis zu fast 250 (Delphinus longirostris $\frac{65}{68}$) konischen, mehr oder weniger spitzen, also homodonten, mit Email bekleideten Zähnen führen. Umgekehrt ist bei der Gruppe, welcher Orcinus angehört, deren Zahl auf eine geschlossene Reihe von je 12 gewaltiger Zähne zurückgegangen, bei Globicephala auf noch weniger, und bei Grampus brechen gar nur die unteren durch.

Wieder anders verhält sich Phocaena, bei der die 26 Zähne jeder Reihe eine komprimierte, spatelförmige, gekerbte Krone haben. Namentlich der letzte Zahn erinnert durch seine verbreiterte, tuberkulierte Kaufläche an einen typischen Säugetierbackenzahn. Er entstand aber nach Adloff (1898) durch Verschmelzung zweier Zähne. Das Gebiß gibt also keinen Anlaß, etwas Altertümliches darin zu sehen. Auch nicht durch das Vorkommen von Zähnen in den Intermaxillaria, da man diesen auch bei Delphinus, Steno, Tursiops und dem jugendlichen Orcinus begegnet. Bei Phocaena sind sie aber einfacher gebaut und bilden dadurch eine Art primärer Heterodontie. Letzteres ist auch der Fall bei Delphinapterus, in dessen Gebiß Lönnberg Altererbtes zurückfindet. Incisivi fehlen; die 16—20 Zähne einer Reihe deutet er daher als Prämolaren, da die hinteren Zähne, Molaren, verkümmert sind, wie bei +Squalodon. Im jugendlichen, noch nicht abgeriebenen Zustande zeigen sie auffällige Heterodontie, darauf beruhend, daß die hinteren Zähne progressiv tuberkuliert sind in einer Weise, die an +Squalodontiden erinnert. Ein verdickter Hals führt zur Wurzel, der gegenüber die Krone im späteren Alter ein rudimentäres Gebilde wird, abgesehen davon, daß sie allmählich durch den Gebrauch abgerieben und alsdann vertreten wird durch die wuchernde Zementlage der Wurzel, ähnlich wie bei Physeter. Der Zahn unterscheidet sich daher im Bau wesentlich von dem der Delphiniden, wie Fig. 233 zeigt.

Wenn wir hiermit den nächsten Verwandten: Monodon (Fig. 234), vergleichen, bei dem sich im rudimentären Gebiß nur die oberen Eckzähne erhalten, von denen wenigstens einer zum enormen Stoßzahn des Männchens sich ausbildet, erhellt abermals die große Verschiedenheit, die das Gebiß dort erfährt, wo es sich, wenn auch nur in Bruchteilen, sichtbar erhält und daher Anlaß gab zu dem Namen Zahnwale (Odontoceten oder Cetodonten).

Von deren Gebiß läßt sich also ganz allgemein folgendes aussagen.

Bei ihnen war Neubildung im ursprünglichen heterodonten Gebiß mit 44 Zähnen der obengenannten Vorfahren, welche nach Abel im prämolaren Abschnitt statthatte, Anlaß zur Vermehrung desselben. Diese ging gepaart mit Vereinfachung des ursprünglich mehrspitzigen Einzelzahns in Form und vielfach auch im Bau, unter Verlust des Emails. Dies leitete einmal zu einem vielzähnigen (polyodonten) homodonten Gebiß, was dann aber weiterhin zu Reduktion der Zahl der Zähne führte, zuweilen unter allgemeiner Zunahme ihrer Größe. Bei anderen trat Schwund ein, entweder

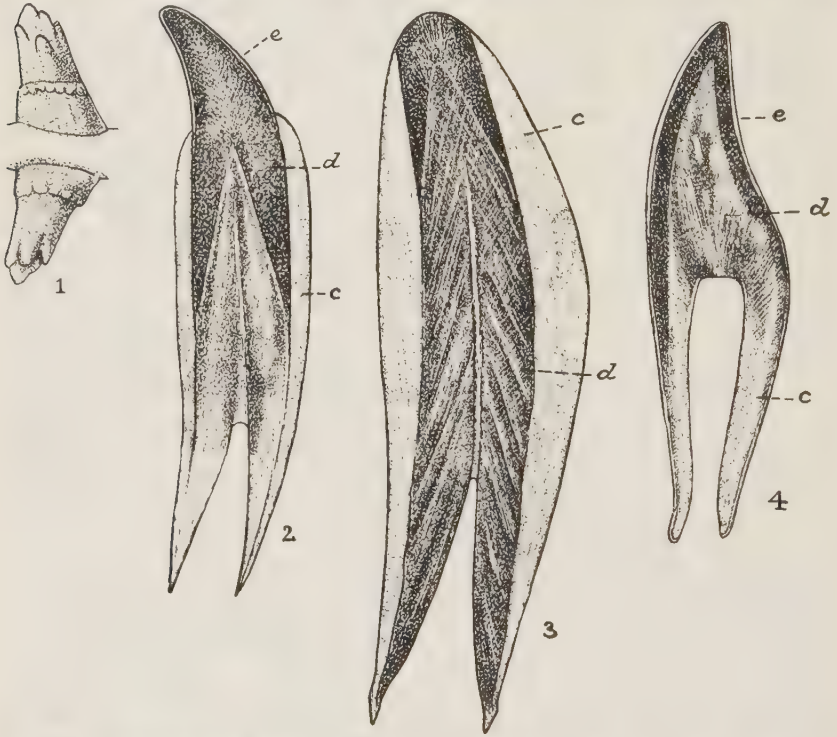


Fig. 233. Delphinapterus leucas. 1 Oberer Backenzahn, oben von innen, unten von außen gesehen, × 3; 2 Längsschnitt durch einen ganz jungen, 3 durch einen etwas älteren abgeschliffenen Zahn, 4 durch einen Zahn von Delphinus delphis. *c* Zement; *d* Dentin; *e* Schmelz. Nach Lönnberg.

nur im Oberkiefer oder auch im Unterkiefer, wobei dann ganz vereinzelte Zähne erhalten blieben und, sich enorm vergrößernd, eine sekundäre Heterodontie zuwege brachten (vgl. S. 397).

Anders bei Bartenwalen (Mystacoceti). Hier werden noch zahlreiche Zähne in jeder Kieferhälfte angelegt, sie verkalken auch noch, werden aber bereits in utero resorbiert, bevor der Fötus die Hälfte seiner vollen Länge erreicht hat. Nach Kükenthal (1890) teilen sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung, mit Ausnahme der 4 vordersten, die ursprünglich weniger zahlreichen mehrspitzigen Zähne in zahlreiche, diesen Spitzen entsprechende Einzelzähne, die das Maximum von 53 in jeder Kieferreihe

erreichen. Abel schloß sich dieser Ansicht an und findet dabei den Ausgangspunkt in dem Gebiß des mittelmiocänen +Patriocetus (s. unten).

Zu all diesen regressiven Erscheinungen gesellt sich noch die, daß alle heutigen Cetaceen monophyodont sind in dem Sinne, daß zwar noch zwei Dentitionen angelegt werden, zuweilen gar Spuren einer dritten (prälaktealen), aber höchstens nur eine ganz oder teilweise durchbricht.

Welcher Dentition gehört nun das bei Cetaceen funktionierende Gebiß an? Nach Kükenthal entspricht es der 1. Dentition oder dem Milchgebiß, da lingualwärts von diesem Gebiß noch Zahnanlagen auftreten, die als Knospen für Ersatzzähne aufzufassen sind. Damit würden die Cetaceen sich anders verhalten als die übrigen Monodelphia, die monophyodont wurden. Bei diesen schwand das Milchgebiß und persistiert die 2. Dentition [Leche]. Somit ist das letzte Wort über das Gebiß der Cetaceen noch nicht gesprochen, auch nicht über das Wesen der Vermehrung der Zahnzahl. Da jedoch bei +Protocetus atavus, wie aus der Zahl der im erwachsenen Zustande vorhandenen Zähne hervorgeht, zweifellos nicht das Milchgebiß, sondern das Ersatzgebiß funktionell war, ein Zustand, der sich auch weiter bei den echten +Zeuglodonten verfolgen läßt, scheint es nach Abel zu einem Verluste des Milchgebisses bei den Zahnwalen gekommen zu sein, während das Ersatzgebiß erhalten blieb, bis auch dieses in verschiedenen Stammeslinien, die unabhängig voneinander teuthophag oder planktonophag wurden, verloren ging. Die Vermehrung der Zahnzahl hat auch anderwärts statt, bei Vereinfachung des Gebisses (Priodontes). Meine früher ausgesprochene Ansicht, daß sie bei Cetaceen dadurch zustande komme, daß Milch- und bleibendes Gebiß nicht nacheinander auftreten, sondern gleichzeitig, nur eine einzige Reihe bildend, wird hinfällig durch Kükenthals Entdeckung, daß die zwei Dentitionen nebeneinander auftreten, und daß sich ihnen selbst eine labialwärts gelegene, prälaktеale Dentition zugesellt.

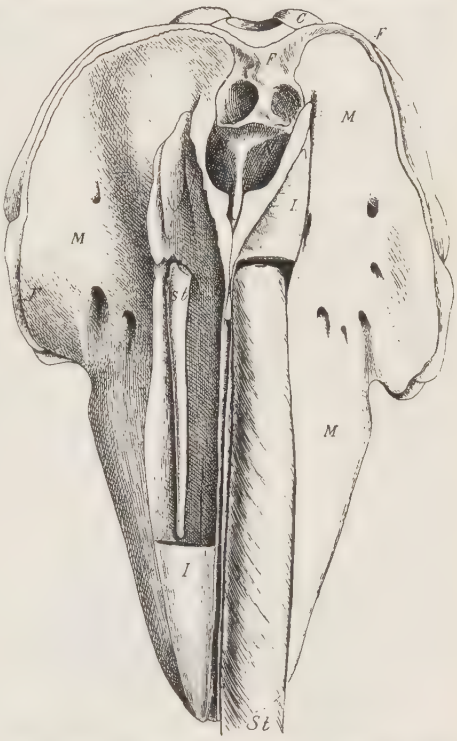


Fig. 234. Dorsalansicht des Schädels von Monodon monoceros ♂. Intermaxillare *I* zum größten Teil weggebrochen, um die Basis des linken Stoßzahnes *St* und den rechten *st* in toto zu zeigen; *N* Nasale, übrige Bezeichnung wie in Fig. 232.

Die Rückbildung des Gebisses führte ich 1886, auch in Zusammenhang mit der häufig gleichzeitigen Vergrößerung der Kiefer, mit der die

Kaumuskulatur nicht Schritt halten konnte, auf Rückbildung und endlichen Ausfall der Kaubewegung zurück. Letztere ist für Säugetiere unter Wasser kaum mit Erfolg durchzuführen. Durch stets ausgesprochenere pelagische und tauchende Lebensweise ging sie daher zurück, damit auch die Kaumuskulatur und das Kiefergelenk. Das Gebiß wurde ein ausschließlich greifendes und blieb so, wenn es galt, glatte Beute, wie Seehunde und Fische, zu erjagen. Vielzähnigkeit in den verlängerten Kiefern konnte hierbei nützlich werden. Desgleichen Verlängerung der Kiefer auch bei Schwund des Gebisses, wenn die Nahrung vorwiegend aus Cephalopoda bestand. Es läßt sich überhaupt ein gewisser Zusammenhang zwischen Nahrung und Gebißform erkennen. Nach ersterer hatte bereits Eschricht die Cetaceen in vier Gruppen geteilt, die namentlich durch Racovitza Erweiterung erfuhren. Als einziger Sarkophage wird Orcinus genannt, dessen gewaltiges Gebiß ihn befähigt, Seehunde, Seevögel und Delphiniden zu erbeuten; wo erstere fehlen, wie ziemlich allgemein in den Tropen, wird er sich mit letztgenannten und Fischen begnügen. Vorwiegend karzinophag ist Platanista. Die Ichthyophagie wird bei der Mehrzahl der Delphinidae unter-

Fig. 235.

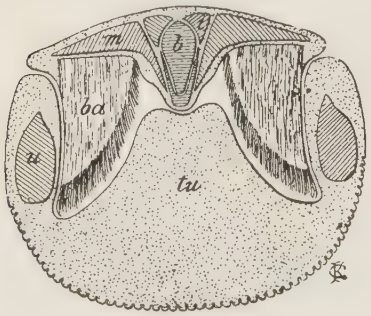


Fig. 235. Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes von Balaenoptera. Nach I. Delage. *b* Knorpeliges Septum narium mit Vomer; *ba* Barte; *i* Intermaxillare; *m* Maxillare; *u* Unterkiefer; *tu* Zunge.

Fig. 236.

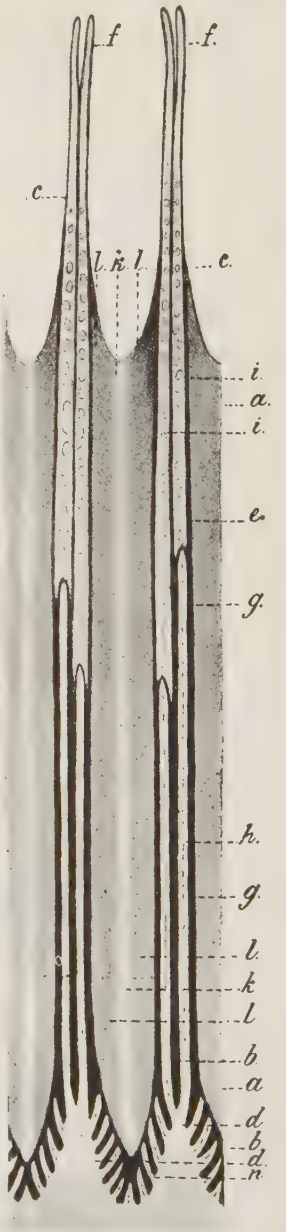


Fig. 236. Longitudinaler Vertikalschnitt durch Anlagen zu Hauptbarten von einem Embryo von 4,55 m Länge von Balaenoptera musculus L. (Sibbaldii). *a* Stratum subcorneum; *b* Stratum mucosum; *c* Anlage zu Bartenscheiben; *d* die ihnen entsprechende Bindegewebsplatte; *e* Hornröhren, *f* deren äußere freien Teile (Bartenhaare); *g* innere weiche Schicht der Hornröhren; *h* verlängerte Bindegewebspapille; *i* Marksäule; *k*, *l*, *l* embryonale Zwischensubstanz; *n* Papille der Schleimschicht. Nach T. Tullberg.

stützt durch ein vielzahniges Gebiß. Sie wird aber auch ausgeübt durch Balaenoptera acuto-rostrata und physalus. Bei ihnen handelt es sich aber um Schulen pelagisch lebender kleiner Fische. Der Teutophagie entspricht fast stets ein reduziertes Gebiß wie bei Ziphiiden, Physeteriden und Delphinapteriden, die aber neben Tintenfischen auch Fische erbeuten. Überhaupt sind die bezeichneten Nahrungen keine ausschließlichen. Phytophag soll die fluviatile Sotalia sein. Planktonophag, also hauptsächlich von Pteropoden, Heteropoden und planktonisch in Scharen lebenden Crustaceen (Copepoden, Euphausia; in den Tropen Mysidacea und Sergestidae), sind die übrigen Balaenopteriden und Balaena. Sie werden dazu befähigt durch das exzessiv weite Maul und dessen Ausstattung mit Barten.

Die Barten sind hornige Platten, die sich aus dem Schleimhautepithel des Gaumens entwickeln und den Gaumenleisten der übrigen Säugetiere zu vergleichen sind. Sie entstehen erst spät und wachsen als sichelförmige, wie Blätter eines Buches eng hintereinander liegende Platten mit ausgefranstem Innenrande vertikal nach abwärts. Um ihnen den nötigen Platz zu gewähren, sind die Unterkiefer stark nach außen gebogen. Bei maximaler Entwicklung, wie bei Balaena, werden sie Anlaß, daß auch der Schnabel des Oberschädels verschmälert und stark dorsalwärts gebogen wird (Fig. 219). Mit geöffnetem Maule schwimmt der Bartenwal durch das Wasser, das in die Mundöffnung ein- und zwischen den Bartenblättern, wie durch ein Sieb, durchströmend, kleine Tiere zurückläßt, welche beim Schließen des Mundes durch Aufheben der Zunge in den Schlund befördert werden.

Das Urteil über die Form der Zunge wird leicht getrübt durch die unten (S. 385) zu besprechende, namentlich bei großen Formen schnell eintretende postmortale Gasbildung und Aufblähung. Frisch ist die Zunge ein kurzes, einigermaßen elliptisches Organ, das namentlich in seinem Spitzenteil allseitig frei ist vom Boden der Mundhöhle. Bei den Bartenwalen, wo es ein voluminöses Deglutitionsorgan ist, liegt die Zunge am Boden der eingesenkten intermandibulären Kehltasche. Beim Schlingakt wird durch Kontraktion des mehrlagig angeordneten intermandibulären Teiles des Panniculus carnosus und des Musc. mylohyoideus [Schulte] die Kehltasche emporgehoben, damit die Zunge, gegen den Gaumen gedrückt, was die Nahrungsteile zwingt, in den Ösophagus zu schlüpfen, das Wasser aber zwischen den Barten austreibt (Fig. 235).

Der kompliziert gebaute Magen zerfällt in drei Hauptabteilungen, von denen die erste eine drüsenlose Ausstülpung des Ösophagus ist, die nur den Physeteriden und Ziphiiden fehlt. Sie dient der Aufspeicherung, Mazeration und mechanischen Zerkleinerung der Nahrung durch ihre starke muskulöse Wand. Ihre zunehmende Größe steht in der Jugend mit der Milchdiät, später mit der definitiven Nahrung des Tieres in kausalem Zusammenhang. Die zweite Abteilung mit dicker, gefalteter Schleimhaut ist durch tubulöse Drüsen mit großen Pepsinzellen charakterisiert, entspricht also der Cardia etwa eines Carnivoren. Gegenüber diesem Labmagen ist die dritte Hauptabteilung gekennzeichnet durch das Fehlen von Pepsinzellen in den tubulösen Schleimdrüsen und entspricht dem pylorialen Teil eines einfachen Säugermagens. Sie zerlegt sich in weitere 2—3 Abteilungen, so daß wir also 4—5 Mägen unterscheiden können, wobei wir natürlich die duodenale Ampulle, die sich an den Pylorus anschließt, ausschließen. Der 3. Magen ist stets klein und häufig auf eine Art Passage zwischen dem zweiten und vierten reduziert. Bei den Ziphiiden

und Physeteriden entspricht der erste große, parallel der Längsachse des Körpers gelegene Magen dem ersten oder kardialen Pepsinmagen der übrigen Cetaceen. Scharf von ihm abgeknickt folgt der pyloriale Teil mit dem Charakter eines Schleimdrüsenmagens, dessen dünnhäutige Wand durch variierende Faltenbildung in 6—9 pyloriale Abteilungen zerlegt ist. Dieser einfache Charakter, zusammen mit dem Fehlen des kropfartigen 1. Magens gab mir (1888) Anlaß, ihn zu vergleichen mit dem Magen der Pinnipedia, dessen ebenfalls vertikal orientierter flaschenförmiger umfangreicher kardialer Teil sich in den scharf abgeknickten röhrenförmigen pylorialen Teil fortsetzt. Ich sah darin das Bild der Urform des Magens der gut bezahnten Vorfahren der Cetaceen, die erst später den ersten ösophagealen Magen erwarben[1]).

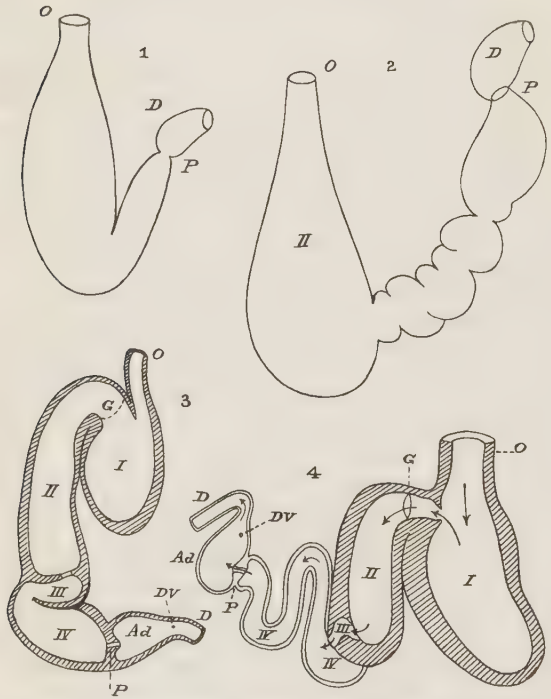


Fig. 237. 1 Magen von Phoca, 2 von Hyperoodon (nach M. Weber), 3 eröffneter Magen von Phocaena, 4 von Balaenoptera (nach Jungklaus). *O* Ösophagus; *P* Pylorus; *D* Darm; *I, II, III, IV* die vier Mägen; *G* Epithelgrenze zwischen erstem und zweitem Magen; *Ad* Ampulla duodenalis; *Dv* Diverticulum vateri; *S* Milz.

Das physiologische Paradoxon, daß ein carnivorer Magen solch weitgehende Komplikation erfuhr, erklärt sich als Kompensation für die Rückbildung und schließlichen funktionellen Schwund des Gebisses. In dem Maße doch, als die Tiere sich an das permanente Wasserleben anpaßten, wurde das Gebiß zu einem Greiforgan reduziert und wurde die Kaufunktion stets mehr unterdrückt, da sie, will sie im Wasser ausführbar sein, die Tiere zwingt, an die Oberfläche zu kommen. Im Zirkelgang erfuhren die Kiefer exzessive Verlängerung, welcher die Kaumuskulatur nicht Schritt halten konnte und ebenfalls zur Unterdrückung der Kaubewegung führte. Die carnivore Nahrung (S. 380) wurde also in toto verschluckt. Ihre Mazeration, mechanische Zerkleinerung und Ver-

1) Das Hauptargument gegen diese Hypothese sahen Turner und Jungklaus darin, daß bei Hyperoodon dieser 1. Magen zuweilen noch „atavistisch" auftreten könne, woraus sie schlossen, daß die Ziphiiden diesen Magen somit verloren hätten. Das sollte folgen aus Eschrichts Fund dieses Magens bei Hyperoodon, im Gegensatz zu allen späteren Befunden. Diese Angabe Eschrichts beruhte aber auf einem Irrtum (s. Vrolik u. Arendsen Hein).

dauung wurde gefördert durch die Vergrößerung der Oberfläche des Magens und das längere Verweilen in demselben, was alles durch Komplikation desselben erreicht wird. Daß diese Komplikation mit dem Wiederkäuermagen nichts anderes gemein hat als das äußere der ösophagealen, pansenartigen Ausstülpung und die Verteilung des Magens in verschiedene Kammern, ist ersichtlich. Zum Wiederkauen ist er nicht eingerichtet; dazu fehlen auch die Zähne, die regurgitierte Nahrung zu kauen, obendrein wird Wiederkauen auch nicht durch die Art der Nahrung gefordert.

Am Darm fällt dessen verschiedene Länge auf. Sie ist z. B. bei Hyperoodon 4,9mal, bei Physeter 16,2, bei Pontoporia nach Burmeister gar 32mal länger als der Körper. Alle Mystacoceti haben ein nach vorn gerichtetes kurzes Coecum. Den Odontoceti fehlt es, mit Ausnahme von Platanista. Die Mystacoceti besitzen auch eine Flexura duodeno-jejunalis, die als Zwinge Pankreas und Mesenterium commune umgibt; ferner bildet bei ihnen, gleichfalls etwa wie beim Menschen, das Colon ascendens, transversum und descendens einen nach hinten offenen Bogen. Bei Odontoceti findet man dagegen das denkbar einfachste Mesenterium commune, das an der Wirbelsäule festgeheftet, sich vom Magen bis zum Rectum erstreckt und den gesamten Darmkanal trägt ohne Flexura duodeno-jejunalis und Flexura coli.

Zahlreiche Probleme knüpfen sich an den Atmungsapparat, der, ursprünglich eingerichtet für das Landleben, sich anpassen mußte an ein stationäres Wasserleben und an die Fähigkeit, ausgiebig zu tauchen. Letzteres forderte Aufnahme eines großen Quantums Luft, sowie Schutzmittel gegen Wasserdruck, gegen Erstickung durch ungenügende Sauerstoffzufuhr, gegen ungenügenden Abschluß der Lungenluft. Zu diesen Anpassungen gehört die kurze, mit submukösem Gefäßpolster ausgestattete Trachea und der entsprechend kurze Hals, der gegen Druck geschützt ist durch seine dicken Muskellagen sowie durch das voluminöse Hyoid.

Der Thorax ist queroval bis faßförmig; sein ventraler Abschnitt stark verkürzt durch den Schiefstand des Diaphragma, das ganz oder fast ganz muskulös ist und ventral weit nach vorn reicht. Vor ihm liegt medial das verkürzte, verbreiterte Herz, dessen Perikardium mit dem Diaphragma verschmilzt. Umgekehrt ist der dorsale Teil der Brusthöhle umfangreich und erstreckt sich weit nach hinten. Dementsprechend reichen auch die umfangreichen, sehr elastischen, ungelappten Lungen weit rückwärts und wirken gleichzeitig als hydrostatischer Apparat, der den schweren Vorderteil des Körpers nach oben hebt. Weitere Anpassungen in den Lungen sind die Ausstattung auch der feinsten Bronchioli mit Knorpelringen und die Ringmuskulatur der letzteren, die deren Abschluß gestattet. Die Ausgiebigkeit der Atmung wird erzielt durch gleichwertige Zwerchfell- und Brustatmung. Letztere wird nach Hasse erreicht durch Zug der Brust-Extremitätenmuskulatur (Mm. pectorales und serratus) an den Rippen, die damit Atemmuskeln werden mit der Extremität als fester Punkt. Förderlich sind dabei die Freiheit und Bewegbarkeit der Rippen. Namentlich bei Bartenwalen ist die Umreifung der Brusthöhle eine sehr nachgiebige, da die vertebrale Verbindung der Rippen eine lose, ihre sternale Verbindung auf eine Rippe reduziert ist (Fig. 222).

Diese Exkursionsfähigkeit des Thorax gestattet zunächst eine ausgiebige Exspiration, somit erhöhte Vitalkapazität der Lungen (Bd. I, S. 316), gefördert durch die austreibende Kraft des elastischen Fasersystems der dicken Pleura und der Alveolen in Verbindung mit der Knorpelbewaffnung

des ganzen Bronchialbaumes und seine dadurch erzielte Wegsamkeit. Die schnell erfolgende Inspiration führt eine große Menge Luft zu, deren Ausnutzung gefördert wird durch Vergrößerung der respiratorischen Fläche der Lungen [F. E. Schulze], mehr noch durch die Absperrung der Luft durch Kontraktion der Ringmuskeln in den Lungensäckchen und kleineren Bronchien [Fiebiger]. Hierdurch werden die Tiere befähigt, die Atempausen außerordentlich zu verlängern. Sie betragen nach J. Struthers bei Balaenoptera im Mittel 3½ Minute. Im Notfall können aber die Tiere eine Stunde und länger tauchen. Als weitere funktionelle Anpassung der Lungen mag gelten, daß nach Neuville Verwachsung der visceralen und

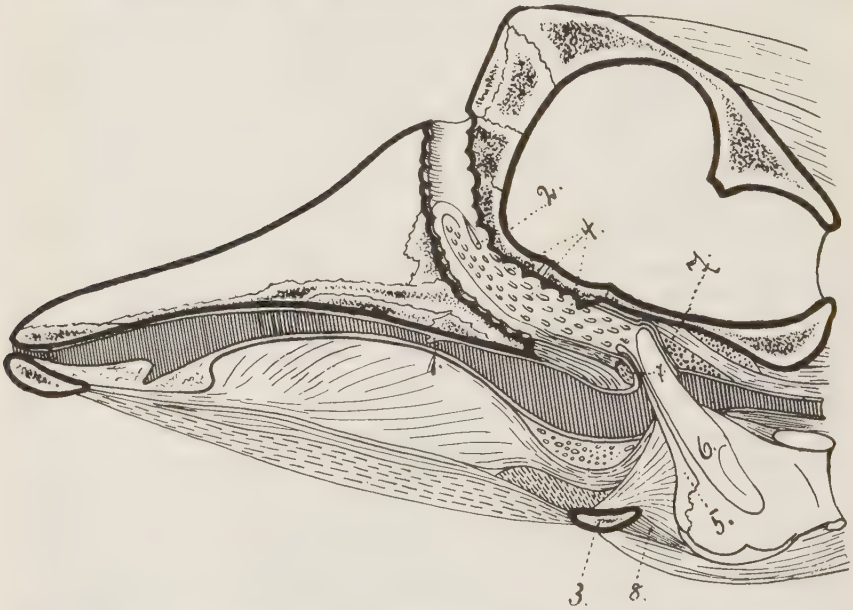


Fig. 238. Pharynx von Phocaena im Schlingakt. Konstruktionsbild (1 : 2) des median durchschnittenen Kopfes. Nach Bönninghaus. *1.* Arcus palato-glossus; *2.* Orificium tubae Eustachii pharyngeum; *3.* Basihyoid; *4.* Schleimhautgruben des Pharynx; *5.* Epiglottis; *6.* Arytaenoid; *7.* muskulöser Arcus palato-pharyngeus (Ringwulst); *8.* Musc. thyreo-hyoideus.

parietalen Pleura im Bereich des Diaphragma statthaben kann, was zu teilweiser Obliteration der Pleurahöhle führt.

Sobald das am Scheitel gelegene „Spritzloch" der Odontoceti oder die zwei Spritzlöcher der Mystacoceti die Oberfläche des Wassers berühren, wird die Atemluft mit solcher Kraft ausgetrieben, daß über den Nasenlöchern liegende Wasserteile mitgerissen werden. Dies und Kondensierung des Wasserdampfes in der Atemluft in kalten Klimaten gaben Anlaß zu der Fabel vom „Spritzen" der Walfische, wodurch verschlucktes Wasser ausgetrieben werden sollte.

Zweifelsohne hilft beim Tauchen, welches Verminderung der Atemzüge erheischt, die einzig dastehende Entwicklung von Wundernetzen, die einfache, bipolare, arterielle oder venoso-arterielle sein können und allerwärts auftreten [Breschet]. Sie gehören offenbar in die Reihe regulato-

rischer Einrichtungen gegen die Asphyxie. Beim Tauchen hat ja Sistierung der Respiration statt und damit Verlangsamung des Herzschlages, unter dem Einfluß des Nervus vagus, sowie Verlangsamung der Zirkulation. Der Gewebeatmung gegenüber, die ja nicht aussetzt, werden alsdann die arteriellen Wundernetze, z. B. die des Zentralnervensystems, von Bedeutung. Das solchergestalt ausgedehnte Kanalsystem liefert denn auch Raum für eine außerordentliche Zunahme der Blutmenge. Übrigens vertritt dies fast spongiöse Gewebe der Wundernetze auch die Rolle des Fettes als Füllgewebe und tritt daher verschiedensten Ortes auf.

Die Körpertemperatur darf als 36—37° C angenommen werden [Guldberg], ist somit geringer als bei der Mehrzahl der Säugetiere. Zu ihrer Erhaltung im Wasser glazialer Meere trägt bei, daß durch die Größe des Volums gegenüber der Kleinheit der Oberfläche des Körpers die Wärmeableitung eine verhältnismäßig geringe ist. Letztere wird auch dadurch herabgesetzt, daß die Wärmemitteilung an die Haut durch die Fettschicht, als schlechter Wärmeleiter, vermindert wird. Darauf beruht auch die, namentlich bei den voluminösen Bartenwalen auffallende postmortale Fermentation unter Temperaturerhöhung und Gasbildung, die eine überraschend schnelle innere Putrefikation herbeiführt.

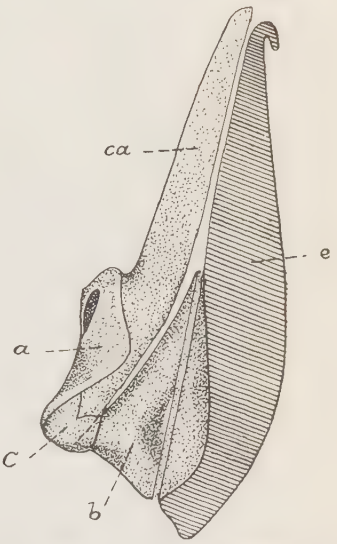


Fig. 239. Teil des Larynx von Monodon. *a* Arytaenoid; *c* dessen hinteres, *ca* dessen vorderes Horn; *e* Epiglottis im Längsschnitt; *b* deren laterale Flügel. Nach Arendsen Hein.

Mit Ausnahme der ersten Ringe der Trachea, die zuweilen ventral offen sind, sind sie übrigens geschlossen, können aber transversal gespalten sein. Allgemein entspringt rechterseits oberhalb der Bifurkation der Trachea ein accessorischer Bronchus, der zur rechten Lungenspitze zieht. Der Larynx steht nach E. Dubois auf einer viel niedrigeren Entwicklungsstufe, als dies sonst bei Monodelphia der Fall ist. Dennoch nähert er sich durch seine Knorpel diesen weit mehr als dem Larynx der Marsupialia, mit dessen Muskulatur er zwar teilweise übereinstimmt, über dem er aber übrigens steht (I, Fig. 236, S. 307). Bei den Odontoceti ist er durch Verlängerung der Arytänoidknorpel in Vereinigung mit der verlängerten Epiglottis zu einer langen Röhre ausgezogen, die in den Nasenrachenraum ganz hineinragt. Sie wird hier durch einen ringförmigen Musculus palato-pharyngeus [v. Baer], der in der Wand des weichen Gaumens und dessen hinterer Fortsetzung: den hinteren Gaumenbögen (Arcus palato-pharyngei, I, S. 280) liegt, vollständig vom Pharynx abgeschlossen (Fig. 238).

Es heißt, daß wie beim saugenden Beuteljungen der Marsupialia so auch bei Odontoceti durch diese Einrichtung die Nahrung jederseits vom röhrenförmigen Larynx vorbeigleiten kann, während gleichzeitig geatmet wird. Dieser Ansicht, daß das Hineinragen der vorderen Öffnung des Larynx in den oberen Pharynxraum Säugetiere, bei denen diese Ein-

richtung besteht, befähige, gleichzeitig zu schlingen und zu atmen, ist Boenninghaus mit Entschiedenheit entgegengetreten. Nach ihm schließt das eine das andere aus (vgl. I, S. 286). Die gleiche Lage kommt übrigens dem Larynx der Mystacoceti zu, obwohl er noch nicht die röhrenförmige Verlängerung zeigt oder, wie bei Megaptera und Balaena, höchstens angedeutet. Ihr Larynx ist aber ausgezeichnet durch einen großen laryngealen Sack, der durch Verschmelzung von Homologa der Ventriculi Morgagni entstand und Rückbildung der Cartilago thyroidea hervorrief. Stimmbänder gehen den Cetaceen ab (vgl. übrigens I, S. 307).

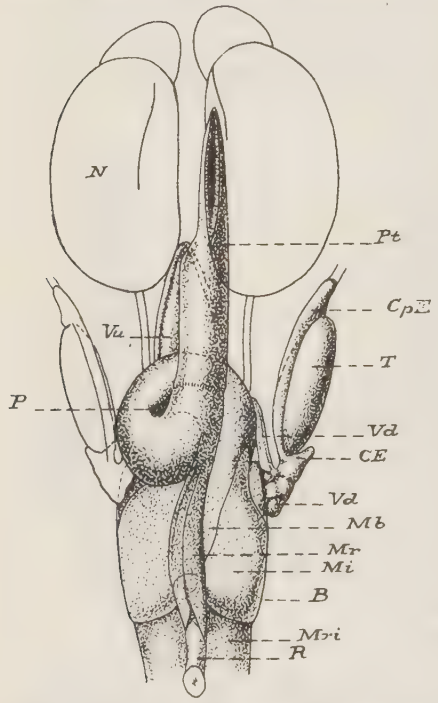


Fig. 240. Phocaena phocaena. Genitalorgane eines jungen Männchens. Nach Freund. *B* Beckenknochen; *CpE, CE* Caput et Cauda epididymidis; *Mb* Musc. bulbo-cavernosus; *Mi* Musc. ischio cavernosus; *Mr* Musc. retractor penis; *Mri* Musc. retractor ischii; *N* Niere; *P* Penis; *Pt* Penistasche; *R* Rectum; *T* Testikel; *Vd* Vas deferens; *Vu* Vesica urinaria.

Hier sei der Glandula thyreoidea und der Glandula Thymus gedacht. Erstere ist meist ein einheitlicher U-förmiger Körper, der aber auch aus zwei seitlichen, median unverbundenen Lappen in gewohnter Lage bestehen kann. Die Thymus ist im jugendlichen Alter ein umfangreiches, zweilappiges Organ, das dem Perikardium anliegt, aber bis zur Thyreoidea reichen kann. Wenn auch verkleinert, erhält es sich im erwachsenen Tier, ohne einer sichtlichen Degeneration anheim zu fallen.

Von den langen, abgeflachten Nieren ist bekannt, daß sie charakterisiert sind durch ihre Zerlegung in Renculi, deren Zahl bei Phocaena ungefähr 250 beträgt, aber nach Beauregard und Boulart bei Balaenoptera bis auf ungefähr 3000 steigt. Sie erreicht damit das Extrem der Renculiniere, wie wir sie, aber in viel geringerer Zahl der Renculi, von den Bären, Ottern und Seehunden kennen. Vielleicht steht diese Exzeßbildung mit der aquatilen Lebensweise in Verbindung. Eine Capsula adiposa fehlt der Niere.

Über ihre Lage sowie über die Topographie des kaudalen Teils der Bauchhöhle überhaupt handelte namentlich Freund (1912) und wies nach, daß die Beckenhöhle namentlich dadurch Komplikation erfährt, daß bekanntlich die Testikel zeitlebens in der Bauchhöhle verbleiben. Weit besser als durch die stark gewundenen Vasa deferentia läßt sich durch die Lage der Testikel beweisen, daß sie bei den Vorfahren der Cetaceen extraabdominal lagen, daß aber bei deren recenten Nachkommen nur noch ein unvollständiger Descensus in die Erscheinung tritt, der es nicht weiter

bringt, als bis zu einer Verlagerung der Testikel an die vordere Bauchwand. Diese Lage ist eine durchaus fixierte; sie erfährt keinerlei Änderung, auch nicht durch die, wie es bei Odontoceti wenigstens scheint — periodische

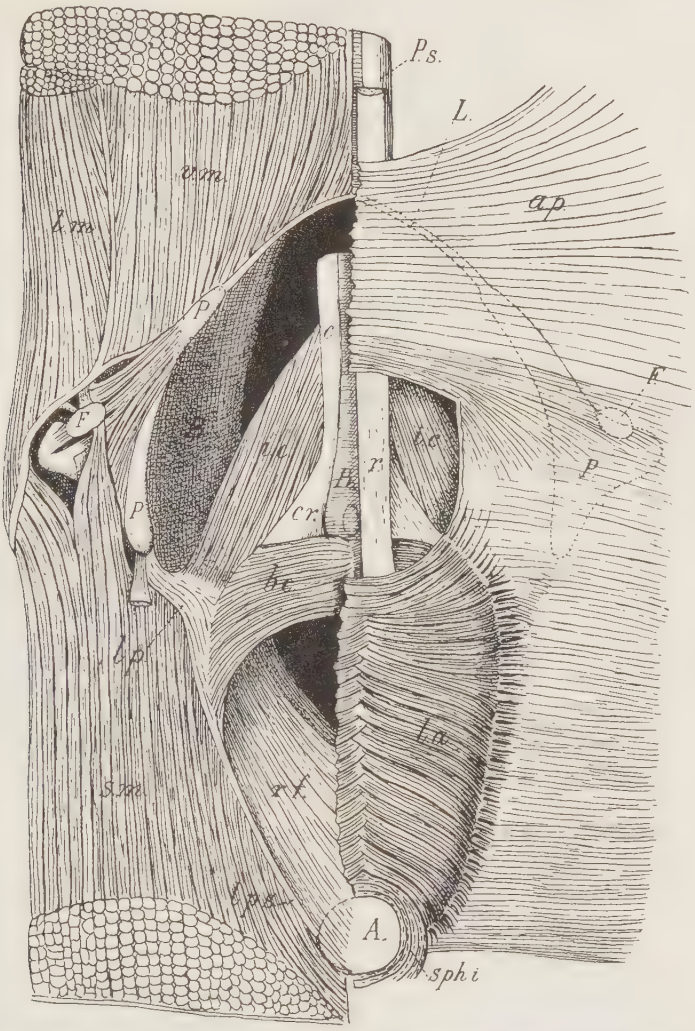


Fig. 241. Bauchfläche der Beckengegend von Balaenoptera nach Abtragung der Haut. Nach Figuren von J. Struthers zusammengestellt. Rechterseits ist ein Fenster geschnitten in die oberflächliche Aponeurose bis zum Levator ani. Links tiefere Lagen. *A* Anus; *ap* oberflächliche Aponeurose; *B* Bulbus urethrae im Corpus spongiosum sich fortsetzend; *bc* Musc. bulbo-cavernosus; *C* Corpus cavernosum penis und *Cr* Crus penis; *F* Femur; *ic* Musc. ischio-cavernosus; *L* Ligament; *la* Levator ani, auf der anderen Seite entfernt; *lm* laterale Muskelmasse; *lp* Ligament, welches Crus penis, M. bulbo- und ischiocavernosus mit Beckenrudiment verbindet; *lps* Ligamentum postpelvicum; *P* Beckenrudiment, scheint rechterseits durch Aponeurose durch; *Ps* Penis; *r* Retractor penis; *rf* Fossa rectalis, hinterwärts begrenzt durch Lig. postpelvicum; *sm* Schwanzmuskulatur; *sphi* Sphincter ani internus; *vm* vordere Muskelmasse.

Anschwellung der Testikel zur Zeit der Brunst. Die Vasa deferentia münden getrennt auf dem Colliculus seminalis und fassen eine Vesicula prostatica (Uterus masculinus) zwischen sich, die auffallend in Ausmaß variiert; so selbst, daß sie die Form eines verkleinerten regulären Uterus bicornis aufweist. Glandulae vasis deferentis, vesiculares und Cowperi fehlen. Die Prostata nebst Musculus compressor prostatae sind gut entwickelt. Dem in der Ruhe in Form einer spiraligen Schleife zusammengelegten, äußerst langen Penis fehlt bei allen Cetaceen ein in der Literatur immer wieder auftauchender Penisknochen, mit Ausnahme eines kleinen bei Balaena biscayensis [Turner 1913]. Der erigierte Penis wird durch eine vulvaartige Penistasche: eine weit vor dem Anus liegende Hautöffnung, hervorgestreckt und durch kräftige Musculi retractores penis zurückgezogen. Sein Corpus cavernosum urethrae durchzieht die ganze Länge des Penis, ohne an dessen Spitze eine eigentliche Glans zu bilden. Die Corpora cavernosa penis entspringen in sehr eigentümlicher Weise [Freund] direkt oder indirekt von den Beckenrudimenten (Ossa ischii), desgleichen die Musculi ischio-cavernosi; auch der Musculus bulbo-cavernosus ist vorhanden (Fig. 240).

Der Uterus ist zweihörnig; die Hörner sind ausgezeichnet durch sehr weite Ostia abdominalia. Bei den Zahnwalen liegt Anus und Vulva in der gleichen Hautgrube und sind von einem gemeinschaftlichen Sphincter umgeben, bei Mystacoceti sind beide getrennt. Nur ein Junges kommt zur Entwicklung. Die diffuse Placenta, die hauptsächlich durch Teilnahme des Amnion zustande kommt, während im Gegensatz zu Ungulaten die Allantois klein bleibt, erstreckt sich, wie auch sonst meist der Fall, ebenfalls in das nicht schwangere Horn. Der Dottersack wird rudimentär.

Die Trächtigkeit dauert bei den kleineren Odontoceti ungefähr 10 Monate, bei den größeren (Orcinus) etwa 1 Jahr. Letzteres scheint auch die Tragezeit der Mystacoceti zu sein. Das Junge wird sehr ausgebildet geboren; bei den Bartenwalen erreicht es zum mindesten ein Viertel, bei Zahnwalen ein Drittel, oder noch mehr von der Länge der Mutter, welcher es sofort folgt, bis daß es die Hälfte der Größe des Muttertieres erreicht hat [Guldberg].

Diagnose. Die Cetaceen sind stationär aquatile Tiere mit zylindrischem Körper, dessen muskulöser Schwanz in einer transversalen Flosse endet, die ebenso wie eine häufig auftretende Rückenflosse nur aus Bindegewebe und Fett besteht. Mit Ausnahme von Konjunktivaldrüsen und den Milchdrüsen, jederseits mit einer inguinalen Zitze, fehlen alle Hautdrüsen; das Haarkleid ging verloren bis auf meist spärliche Reste am Kopf. Die vier-, meist fünffingerigen, nagellosen, zuweilen hyperphalangen Vordergliedmaßen haben äußerlich Flossenform und verloren ihre gelenkigen Verbindungen mit Ausnahme am Schultergürtel, dem eine Clavicula fehlt. Äußere Hintergliedmaßen werden nur embryonal angelegt, ihre verborgenen Reste verbinden sich mit dem rudimentären Beckengürtel. Schädel mit schnabelförmiger Verlängerung des Maxillare und Intermaxillare. Äußere Nasenöffnungen scheitelwärts verschoben. Mandibula ohne aufsteigenden Ast, so daß der Gelenkhöcker fast oder vollständig in der Ebene des Unterkiefers

liegt. Die Wirbel sind nicht gelenkig verbunden. Funktionierende Zähne fehlen entweder oder nur ein Gebiß bricht durch, das entweder zahlreiche homodonte Zähne hat oder nur einzelne. Der Magen ist aus verschiedenen Abteilungen zusammengesetzt. Mit Ausnahme der Prostata fehlen accessorische Geschlechtsdrüsen. Descensus testiculorum unvollständig, so daß die Testikel intraabdominal bleiben. Uterus bicornis. Placenta adeciduat und diffus; nur ein Junges wird geboren.

Geographische Verbreitung. Es ist begreiflich, daß die Verbreitung der Cetaceen weit weniger scharfe Grenzen aufweist, als die der übrigen Säugetiere; denn da sie beständig im Wasser, und zwar — mit wenig Ausnahmen — im Meere leben, so kann nur die Temperatur ihrer Umgebung und das Vorkommen bestimmter Nahrung ihrer Verbreitung Schranken setzen. Dementsprechend gibt es denn auch Arten, die sich universeller Verbreitung im Meere erfreuen, namentlich aus der Familie der Delphinidae, z. B. Orcinus orca, Grampus griseus. Unter den Physeteridae kann man hierfür Physeter macrocephalus, den Cachelot, nennen; derselbe meidet aber die Meere der kalten Zone und seine eigentliche Heimat, strenger noch die seines Verwandten Kogia, sind die tropischen Meere. Von Ziphiinae ist Hyperoodon dem Nord-Atlantik, Berardius dem Antarktik eigen, während Mesoplodon, namentlich aber Ziphius, eine fast universelle Verbreitung hat.

Andere Arten bewohnen ein engeres Gebiet, aber auch hier sind im allgemeinen die Grenzen nicht eng gesteckt, da Wanderungen vorkommen, die teils der Nahrung, teils der Fortpflanzung wegen statthaben, indem z. B. zum Werfen des Jungen untiefes, geschütztes Küstenwasser aufgesucht wird. Auch wird die winterliche Eisdecke der polaren Meere die Tiere nötigen, äquatorwärts gelegenes offenes Wasser aufzusuchen. So meidet von den enger begrenzten Formen Balaena die Tropen. Balaena glacialis, im Mittelalter das Jagdobjekt der Basken im Golf von Biscaya, ist der südlichste Repräsentant in der nördlichen Hemisphäre, deren glaziale Meere Balaena mysticetus bewohnt. In der Antarktik findet sich Balaena australis und Neobalaena. Auf den Nord-Pacifik ist Rhachianectes glaucus beschränkt, als Beispiel einer lokalen Balaenide. Von den Balaenopteriden ist Balaenoptera reichlich vertreten in den kalten und gemäßigten Meeren, namentlich der nördlichen Halbkugel. Balaenoptera borealis und musculus haben aber eine weltweite Verbreitung, ohne daß ich damit behaupte, daß das einzelne Individuum Weltreisen ausführt [M. Weber 1923]. Dem Arktik gehören ausschließlich an: Monodon monoceros und Delphinapterus leucas.

Die Verbreitung der eigentlichen Delphinidae ist vorläufig noch ungenügend bekannt, ebenso wie die Tiere selbst. Die Mehrzahl derselben sind den tropischen, wenigstens den temperierten Meeren eigen. Universelle Verbreitung hat Orcinus und Grampus. Dann folgt Phocaena phocaena im Norden des Atlantik und Pacifik, er fehlt aber dem Mittelmeer. Hier tritt dagegen Delphinus delphis auf, dessen zahlreiche Verwandte ebenso wie die verwandten Genera Prodelphinus und Steno den Tropen, teilweise auch der südlichen Hemisphäre vorzüglich angehören. Umgekehrt wird die nördliche durch Tursiops und die Mehrzahl der Arten von Lagenorhynchus bevorzugt.

Wir dürfen annehmen, daß die heutigen Cetaceen von tropischen oder subtropischen fluvio-marinen Küstentieren ihren Ursprung nahmen.

Ein Teil derselben ging ins Meer, wo sie ihre weitere Entwicklung fanden, aber nur der Minderzahl nach ganz pelagisch wurden und die Landnähe mieden. Andere ziehen die Küstenbuchten und die weiten Delta großer Flüsse vor, wo bei uns bereits Phocaena phocaena angetroffen wird. Im Tropengürtel finden wir hier im Mund des Rio de la Plata Phocaena spinipinnis, Prodelphinus caeruleo-albus, Lagenorhynchus thicalea; im Kamerunfluß Sotalia teuszii; in Asien Sotalia sinensis und Orcaella fluminalis, die aber auch hoch in die Flüsse steigen. Ganz fluviatil sind geworden die vorderindische Platanista gangetica und die südamerikanischen Inia geoffroyensis, Stenodelphis blainvillei und Sotalia tucusi.

Taxonomie.

Die systematische Behandlung der zahlreichen recenten Cetaceen, von denen nur die wichtigsten Formen genannt werden können, möge eingeleitet werden durch eine tabellarische Übersicht als Beilage zu S. 389.

I. Unterordnung: Mystacoceti (Bartenwale).

Zahnlos, da die verkalkten, heterodonten Zahnanlagen bereits fötal resorbiert werden. Zwei Reihen Bartenplatten längs dem knöchernen Gaumen. Zwei spaltförmige Nasenlöcher (Spritzlöcher), Schädel meist symmetrisch. Maxillare erreicht nur den Processus orbitalis des Frontale und bedeckt höchstens dessen Vorderrand. Lacrymale klein, selbständig. Maxillo- und Ethmoturbinalia ausgebildet, desgleichen der Nervus olfactorius. Mandibulae im Querschnitt rundlich, nach außen gebogen, nur ligamentös, nicht durch Symphyse verbunden. Nasalia gut ausgebildet, überdachen den Hinterrand der äußeren, knöchernen Nasenöffnungen, die in schräg verlaufende Nasenkanäle führen. Tympanicum eine spiralig eingerollte Bulla ossea, die mit dem Perioticum ankylosiert ist. Sternum besteht aus einem einzigen Stück, womit sich nur die erste Rippe verbindet. Darmkanal mit Coecum und Flexura duodeno-jejunalis.

Diese Abteilung umfaßt die größten und voluminösesten Säugetiere, denen man seit 3 Jahrhunderten des Tranes und Fischbeins wegen nachstellt.

1. Familie: BALAENIDAE. Glattwale. Kopf groß; Rostrum schmal und stark gebogen. Maxillare reicht nur bis zum Processus orbitalis des Frontale. Nasalia schmal. Tympanicum rhombisch. Proc. coronoideus mandibulae fehlt. Halswirbel verschmolzen. Barten zahlreich, sehr groß; keine Kehlfalten. BALAENA L., ohne Rückenflosse, Hand pentadaktyl, Barten sehr lang (Fig. 215). *B. mysticetus* L., der Grönlandwal, das wichtigste Jagdobjekt, das Tausende niederländische und englische Walfischfänger von Anfang 1600 bis Ende 1700 in den Gewässern Grönlands vereinigte, die diesen zwar nur bis zu 15 m langen, aber übrigens kolossalsten Walfisch (Right Whale, Baleine franche) jagten. Im erwachsenen Tiere beträgt der Kopf mehr als ein Drittel der Körperlänge. Die fast 400 schwarzen Bartenplatten jederseits erreichen bis 2,5 m Länge. Ausschließlich in der Nähe des Treibeises der arktischen Seen, wo er sich heutzutage im Sommer in der Baffinsbucht und nordwärts von der Behringstraße aufhält, im Winter aber südwärts längs der Küste Grönlands bis ungefähr zum 60° nördl. Br. und im Ochotskischen Meer bis etwa zum 55° nördl. Br. vordringt. — *B.* (*Eubalaena*) *glacialis* Bonnaterre (biscayensis Eschr.). Nur reichlich 12 m lang, wo-

von etwas mehr als ein Viertel auf den Kopf kommt, der wie bei B. mysticetus mit zunehmendem Alter relativ sich vergrößert in seiner Kieferpartie. Etwa 250 schwarze Barten bis zu 2 m Länge. Der „Sarde", wie sie ihn nannten, war vom 11. bis 16. Jahrhundert Jagdobjekt der Basken im Golf von Biscaya, der ersten, die dieser Jagd wegen auf die hohe See fuhren. Im Atlantik ist der „Nordkaper" sehr selten geworden und wird nur hier und da in den Sommermonaten bei Island und im nördlichen Norwegen, seltener noch im Mittelmeer, angetroffen. Vielleicht gehört *B. japonica* Lacép. im nördlichen Pacifik zu dieser Art. Nahe verwandt ist auch *B. australis* Desm. vom Süd-Atlantik, bei dem z. B. der Proc. coracoideus der Scapula fehlt. — NEOBALAENA Gray mit sichelförmiger, kleiner Rückenflosse, Hand vierfingerig; Barten weiß; gehört mit *N. marginata* Gray (antipodarum Gray), einer kleinen Art, dem Süd-Pacifik an.

2. Familie: RHACHIANECTIDAE. Kopf klein. Rostrum verhältnismäßig flach und breit. Maxillare bedeckt den Vorderrand des Proc. orbitalis des Frontale; von letzterem tritt ein breiter Streifen auf dem Vertex zutage. Nasalia lang und breit. Tympanicum zusammengedrückt. Proc. coronoideus mandibulae fehlt. Halswirbel getrennt. Rippen bis zur 8. mit Caput, Collum und Tuberculum wie bei Odontoceten. Acromion und Proc. coracoideus scapulae gut entwickelt. Hand schmal tetradaktyl. Rückenflosse fehlt, desgleichen Bauchfalten, wohl aber 2 bis 4 Kehlfurchen. Barten wenig zahlreich, kurz und dick. Steht nach R. C. Andrews dem pliocänen †Plesiocetus nahe und zwischen Balaena und Balaenoptera. RHACHIANECTES Cope. *Rh. glaucus* Cope. Der „Californian Gray-Whale" wird bis 13 m lang, besitzt eine scheckige Farbe, grau bis schwarz, und bewohnt den Nord-Pacifik bis zum Äquator, wo er namentlich an der koreanischen und kalifornischen Küste erscheint und die Weibchen, um ihr Junges zu werfen, in den Wintermonaten in die Flußmündungen eintreten [Scammon].

3. Familie: BALAENOPTERIDAE (Furchenwale). Kopf klein. Rostrum flach, verhältnismäßig breit. Maxillare reicht nur bis zum Proc. orbitalis des Frontale, das nur mit schmalem Saum auf dem Scheitel zutage tritt. Nasalia kurz, schmal. Tympanicum eingerollt, sphärisch. Mandibula mit Proc. coronoideus. Halswirbel getrennt. Hand lang, schmal, vierfingerig. Rückenflosse, zahlreiche Kehl-(Bauch-)Furchen vorhanden. Barten zahlreich, dünn. Von den zahlreichen Arten sind bisher, namentlich durch die norwegischen Fischereien, nur die nordatlantischen und nordpazifischen gut bekannt geworden.

MEGAPTERA Gray. Brustflosse $\frac{1}{4}$ der Körperlänge. Schnabel mit Borsten auf kegelförmigen Erhebungen (norwegisch: Knölhval). Acromion und Processus coracoideus scapulae rudimentär. *M. longimana* (Rud.) (boops auct.) bis 15 m Länge, aber sehr voluminös. Nord-Atlantik und Japan.

BALAENOPTERA Lacép. Die vier nordatlantischen Arten, die aber teilweise bis in die südliche Hemisphäre reichen, sind *B. acuto-rostrata* Lacép. (rostrata Fabr.). Bis 9 m lang. Weiß, mit Ausnahme von Rücken und Brustflossen. Letztere $\frac{1}{8}$ der Körperlänge. 325 gelbliche Bartenplatten. Ihr Hauptaufenthalt ist der nördliche Atlantik; vermutlich auch der Nord-Pacifik. — *B. borealis* Less. selten bis 15 m lang. Brustflossen $\frac{1}{11}$ der Körperlänge. Blauschwarz; Unterseite bis Anus weißlich. 330 schwarze Barten mit weißen Borsten. Ist in allen Meeren vertreten, scheint aber der eigentlichen Arktis und Antarktis zu fehlen. — *B. musculus* (L.) (Sib-

baldii Gray, gigas Reinh.). Der Blauwal, gewöhnlich 25—27 m lang, erreicht ausnahmsweise 30 m und damit die größte Länge unter Cetaceen. Einfarbig graublau. Brustflossen $\frac{1}{7}$ der Körperlänge. Ihre Innenseite und Unterrand weiß. Ungefähr 400 schwarze Barten. *B. physalus* L. (musculus auct.). Höchstens 21 m lang. Brustflossen $\frac{1}{9}$ der Körperlänge, ihre Innenseite weiß; desgleichen die Bauchfläche und die rechte Körperseite, übrigens grau. Die 360 Barten sind grau, mit Ausnahme der ersten Reihen rechts, die weiß sind. Früher nur aus dem Nord-Atlantik erwähnt, kennen wir ihn jetzt auch aus dem Indik und Pacifik. Die beiden letzteren Arten ernähren sich, ähnlich wie die Balaeniden, hauptsächlich von Calanus, Euphausia, Pteropoden, in den Tropen von Sergestiden und Mysiden, die anderen mehr von Fischen.

II. Unterordnung: Odontoceti (Zahnwale).

Entweder zahlreiche homodonte, ausnahmsweise heterodonte Zähne oder nur vereinzelte Zähne, zuweilen mit pseudoheterodontem Charakter, brechen durch, während die übrigen im Zahnfleisch verborgen bleiben oder nicht zur Entwicklung kommen. Keine Barten. Nur ein asymmetrisch gelegenes äußeres Nasenloch (Spritzloch), Nasenkanäle vertikal. Nervus olfactorius rudimentär oder fehlend. Im asymmetrischen Schädel bedeckt meist das Maxillare den Processus orbitalis des Frontale. Die kleinen Nasalia überdecken die äußeren Nasenöffnungen nicht, sondern liegen hinter ihnen. Ethmoturbinalia rudimentär. Mandibula seitlich komprimiert, geradlinig, ihr Gelenkhöcker nach hinten gerichtet, Proc. coronoideus rudimentär; meist mit langer Symphyse. Soweit bekannt, mit Ausnahme von Platanista, ohne Coecum. Keine Flexura duodeno-jejunalis. Wenigstens einzelne Rippen artikulieren durch Capitulum und Tuberculum.

Die zahlreichen Arten können vorläufig in eine Anzahl Gruppen und Familien verteilt werden, wie in unserer Tabelle geschah. Ungenügende Kenntnis vieler Arten verleiht ihr aber nur sehr vorläufigen Wert. Hier sollen nur einzelne bekanntere, namentlich aus der nördlichen Hemisphäre, genannt werden; für die Charaktere der Familien sei auf die Tabelle verwiesen.

1. Familie: PLATANISTIDAE.

1. Unterfamilie: **Platanistinae**. PLATANISTA Cuv. *P. gangetica* Lebeck aus dem Ganges (Fig. 242) und die 2. Unterfamilie: **Iniinae** mit dem südamerikanischen *Stenodelphis* Gerv. (Pontoporia Gray), *St. blainvillei* Gerv. aus dem Delta des La Plata und INIA D'Orb. *I. geoffroyensis* Blainv. aus dem Amazonenfluß und dem erst 1918 im Süßwasser Chinas entdeckten *Lipotes vexillifer* Miller. Sie stimmen außer in der durchaus fluviatilen Lebensweise auch in anderen Merkmalen, teilweise primitiver Art, überein, wie unsere Tabelle zeigt. Stenodelphis nähert sich dabei den Delphiniden. Platanista ist die ursprünglichste Form. Sie nährt sich hauptsächlich von Crustaceen.

2. Familie: PHYSETERIDAE.

1. Unterfamilie: **Physeterinae**. Die Schädelasymmetrie erreicht hier ihr Maximum. Zähne des Oberkiefers rudimentär, brechen nicht durch oder nur bis auf 1—2 bei Kogia; die des Unterkiefers homodont, groß, ohne Email,

in einer Furche mit nur unvollständiger Verteilung in Alveoli. Schädel mit hohem Fronto-Occipitalkamm, vor dem sich subkutanes Bindegewebe anhäuft, mit großen Kavernen, die Spermaceti, eine ölige Masse, enthalten. Hierdurch erhält der enorme Kopf, der ein Drittel der Körperlänge hat, eine viereckige, vorn abgeschnittene Form, und kommt das äußere Nasenloch, einzig unter Cetaceen, links an die Spitze der Schnauze zu liegen. Bei PHYSETER L. mit der einzigen Art *Ph. catodon* L. (macrocephalus L.) erreicht das Männchen 18 m, das Weibchen nur die Hälfte. Allgemein in subtropischen, namentlich aber tropischen Meeren verbreitet; wird des Tranes und Spermaceti wegen gejagt. Nebenprodukte sind die Zähne und Ambre gris. Letzteres sind Darmkonkremente, wie die eingebackenen Kiefer von Cephalopoden beweisen, welche die Nahrung des Kachelot ausmachen. KOGIA Gray ist ein Miniaturkachelot. *K. breviceps* (Blainv.). Tropisch, von wo sie sich namentlich in der südlichen Hemisphäre ausdehnt, aber ausnahmsweise bis in die Nordsee wahrgenommen ist.

Fig. 242. Schädel von Platanista gangetica. $^1/_8$ nat. Gr. Nach Anderson. *S* Squamosum; *P* Parietale; *F* Frontale; *J* Processus jugalis Squamosi; *M* Maxillare, mit der großen *C* Crista maxillaris; *I* Intermaxillare; *Md* Mandibula.

2. Unterfamilie: **Ziphiinae**. Zähne bleiben im Zahnfleisch verborgen, mit Ausnahme von 2—4 Zähnen im Unterkiefer. Diese ragen, namentlich beim Weibchen, bei HYPEROODON Lacép. vorn an der Unterkieferspitze nur eben hervor. *H. rostratus* Müll. Der Dögling der nördlichen Hemisphäre wird trotz seiner verhältnismäßig geringen Größe von höchstens 9 m des Spermaceti wegen gejagt. Dies sammelt sich in subkutanen Höhlen des pränasalen Buckels, der seitlich von hohen vertikalen und longitudinalen Kämmen des Maxillare gestützt wird. Ähnlich liegen die Unterkieferzähne bei ZIPHIUS Cuv. Bei MESOPLODON Gerv. sind sie sehr hoch und spitz und liegen weiter nach hinten (Fig. 232), BERARDIUS hat ihrer zwei in jedem Unterkieferast. — Diese Genera haben universelle Verbreitung.

3. Familie: DELPHINAPTERIDAE. Ursprünglicher als die echten Delphiniden durch die getrennten Halswirbel, die multituberkulären hinteren Zahnkronen (Fig. 233), das Verhalten der Rippen und der palatinalen Pterygoidea. Aber auch durch minder auffällige Merkmale. So ist das Corpus papillare so dick, daß sich von der Haut Leder bereiten läßt. Sie sind nur in der Arktis verbreitet, und zwar DELPHINAPTERUS Lacép. zirkumpolar. *D. leucas* (Pall.), Beluga oder Weißwal, wegen der durchaus weißen Farbe. Die $\frac{1-3}{1-3}$ Zähne in beiden Kiefern schräg nach vorn gerichtet, hinfällig. — MONODON L. ist auf den Nord-Atlantik beschränkt. *M. monoceros* L., der Narwal, ist auffällig durch das Gebiß, das beim Männchen nur linkerseits einen Zahn, der seiner Lage nach einem Caninus entspricht, zur Entwicklung bringt. Derselbe

ragt horizontal hervor und erreicht über 2 m Länge, somit die Hälfte der Körperlänge (Fig. 234). Selten kommt auch der rechte zur Entwicklung, meist bleibt derselbe im Zahnfleisch verborgen, wie beim Weibchen beide. Weitere Zähne treten nur rudimentär auf und fallen bald aus.

4. Familie: DELPHINIDAE. Alle übrigen zahlreichen Genera von Odontoceti (vgl. auch die Tabelle) kann man vorläufig trennen in:

1. Unterfamilie: **Phocaeninae**. Ursprüngliche Delphiniden, die zu den kleinsten Cetaceen gehören. Bei NEOPHOCAENA Palmer (Neomeris Gray) mit der einzigen Art *N. phocaenoides* (Cuv.) aus dem Indik und von den Küsten Japans fällt die Rückenhaut auf durch quadranguläre Schuppen mit Horntuberkeln (S. 357). Wenigstens Horntuberkel am Vorderrand der Rückenflosse hat auch PHOCAENA Cuv., gleichfalls eine Küstenform mit verschiedenen Arten im Atlantik. Im Nord-Atlantik und Nord-Pacifik *Ph. phocaena* (L.) von nur 1,5 m Länge mit $\frac{3}{3}\frac{5}{5}$ spatelförmigen Zähnen. Jagt namentlich Heringe und andere Fische und steigt in manchen Flüssen Europas hoch hinauf. Fehlt im Mittelmeer, während das Schwarze Meer durch *Ph. relicta* Abel bewohnt wird.

2. Unterfamilie: **Delphininae**. In dieser Familie kann man alle übrigen zahlreichen Genera der Odontoceti vorläufig vereinigen. Nur einige bekanntere, namentlich der europäischen Meere, sollen erwähnt werden.

Zunächst eine Gruppe, deren Rostrum nicht scharf abgesetzt und ungefähr nur so lang ist wie der Hirnschädel. ORCINUS Fitz. (Orca Gray). Auffällig durch die hohe, schwertförmige Rückenflosse. *O. orca* (L.), Schwertfisch; $\frac{1}{1}\frac{3}{3}$ sehr starke Zähne machen diese bis zu 10 m langen, starken Tiere, die sehr gute Schwimmer sind und alle Meere bewohnen, zu gewaltigen Räubern. Außer Fischen erbeuten sie Robben, Phocaena, und in Rudeln vereinigt, greifen sie selbst große Walfische an. Nahe verwandt ist PSEUDORCA Reinh., gleichfalls von universeller Verbreitung, aber überall selten[1]). GLOBICEPHALA Lesson. Im Gegensatz zu Orcinus und Pseudorca sind die $\frac{8-12}{8-12}$ Zähne auf die vordere Hälfte der Kiefer beschränkt. Von verschiedenen Arten tritt nur *Gl. melaena* Traill an den europäischen Küsten auf. Ausgezeichnet durch langgestreckte Brustflossen mit der größten Zahl von Phalangen, die vorkommt, und zwar im 2. Finger bis 13, im 3. bis 9 Phalangen. Wird auf Island und den Faer Oer vielfach gejagt und strandet zuweilen, ebenso wie der indische *Gl. macrorhynchus* Gray in großer Anzahl. — ORCAELLA Gray. Kleine phocaenaartige Tiere mit $\frac{12-14}{12-14}$ kleinen Zähnen. *O. brevirostris* (Owen) aus dem Golfe von Bengalen und den Küstengewässern weiter östlich. *O. fluminalis* Anders. ist wohl nur eine Rasse, die ausschließlich in den großen Flüssen dieses Gebietes, auch in Borneo, weit von dem Meere entfernt, lebt. GRAMPUS Gray, nur mit Zähnen im Unterkiefer im Bereich der Symphyse. *G. griseus* (Cuv.). Universell verbreitet. LAGENORHYNCHUS Gray, $\frac{22-45}{22-42}$ Zähne; mit Pterygoidea, die sich in der Medianlinie berühren. Zahlreiche Arten in allen Meeren, von denen im Nord-Atlantik *L. albirostris* Gray der bekannteste ist. Bildet einen Übergang von den bisher genannten Geschlechtern, mit rundlichem Kopfe, ohne eigentlichen Schnabel, zu den nachfolgenden, die alle einen Schnabel haben, der länger als der Hirnschädel und durch eine V-förmige Furche

1) Doch strandete im Jahre 1927 eine Schule von ca. 120 Exemplaren an der Schottischen Küste.

deutlich vom übrigen Kopfe abgesetzt ist. Delphinus L. Schnabel lang mit $\frac{47-65}{47-65}$ kleinen, scharfen Zähnen, Gaumenfläche jederseits mit tiefer Furche. Pterygoidea berühren sich, Symphyse kurz. *D. delphis* L. Schon von altersher vom Mittelmeer bekannt und besungen; hat von den bekannteren Arten die weiteste Verbreitung. Prodelphinus Gerv. Im Äußeren Delphinus gleichend, unterscheidet sich durch fehlende Gaumenfurchen. Zahlreiche, wenig bekannte Arten namentlich in tropischen und südlichen Meeren. Tursiops Gerv. mit nur $\frac{22-26}{22-26}$ Zähnen, dementsprechend kurzem Schnabel, langen, sichelförmigen Flossen. In europäischen Meeren: *T. tursio* Fabr. — Steno Gray. Unterscheidet sich sofort durch die runzelige Krone der $\frac{20-27}{20-27}$ Zähne und die lange Symphyse. Im Indik und Süd-Atlantik. — Sotalia Gray zeichnet sich aus durch die divergenten palatinalen Pterygoidea und die meist uniforme weißliche Färbung; tritt in den tropischen und subtropischen Küstengewässern auf und dringt vielfach in die Flüsse.

Vorgeschichte der Cetaceen.

(Von Prof. O. Abel.)

Mit den im vorhergehenden charakterisierten, ausnahmslos carnivoren Cetaceen wurden früher die Sirenia als herbivore Cetaceen vereinigt. Wir wissen aber jetzt, daß diese Vereinigung unbegründet ist. Die Sirenia bilden eine unabhängige Ordnung, die sehr deutliche Beziehungen zu Ungulaten hat. Die Übereinstimmungen mit Cetaceen sind teils konvergenter Art, als Resultat des Lebens im Wasser, teils solche, wie sie in mancher Hinsicht primitiveren Säugern überhaupt eigen sind.

Übrigens sind die Cetaceen durch das Wasserleben weit vielseitiger und eingreifender verändert. Trotzdem läßt sich aus dem häufig nur juvenilen Auftreten von Haaren ausschließlich auf dem Kopfe, die als Sinushaare gerade die kompliziertesten Sorte sind, schließen, daß die Vorfahren behaart waren. Deren Hautdrüsen bildeten sich gleichfalls zurück, bis auf die alveolären Konjunktivaldrüsen; denn die Conjunctiva ist doch nur ein Stück eingestülpter Hautdecke. Trotz aller Spezialisierung ist der Milchdrüsenapparat der eines Monodelphen. Die Ohrmuskeln — obwohl eine äußere Ohrmuschel fehlt —, die Reste hinterer Gliedmaßen, die Andeutung früherer Heterodontie und besserer Entwicklung des Kauapparates sind lauter Punkte, die beweisen, daß die Cetaceen durch das Wasserleben abgeänderte Nachkommen sind von Säugetieren, die Haare, Hautdrüsen, Zitzen, äußere Ohren, vier Extremitäten hatten, somit Landtiere waren. Denn Haare, Hautdrüsen, Zitzen, äußere Ohren usw. konnten sich nicht bei aquatilen Tieren entwickeln. Im Gegenteil, diese Lebensweise konnte nur rückbildend auf diese Organe einwirken. Damit ist die Ansicht widerlegt, welche die Cetaceen von aquatilen Promammalia oder gar von enaliosaurierartigen Tieren herleiten wollte.

Ebenso unrichtig ist die Ansicht, daß sie den Promammalia überhaupt gradlinig entstammen sollten. Der Bau der Milchdrüsen und Zitzen, der männliche und weibliche Geschlechtsapparat, das Gehirn, der Larynx, die Placenta weisen ihnen ohne Zweifel nicht nur eine Stellung unter den Monodelphia an, sondern sprechen auch dafür, daß sie von Säugetieren sich herleiten, die bereits Monodelphia waren. Allerdings müssen diese Vorfahren weit zurückliegen. Die ursprünglichen Charaktere der Cetaceen,

die sich mit Mühe aus känogenetischen, durch Anpassungen erworbenen Charakteren herausschälen lassen, deuten ja einerseits auf primitive Carnivora, andererseits auf Ungulata hin. Zweifelsohne waren lange Zeiträume nötig, den Körper so zu verändern und an die neue Lebensweise so vollständig anzupassen, wie das tatsächlich geschehen ist.

Die Vorgeschichte der Cetaceen ist durch eine große Zahl von Funden, die in den letzten drei Jahrzehnten gemacht wurden, wie auch durch eine neuerliche Untersuchung der zahlreichen Funde aus älterer Zeit in den Grundzügen als aufgeklärt zu betrachten. Vor allem ist durch die Entdeckung des merkwürdigen + Protocetus atavus E. Fraas im unteren Mitteleocän von Kairo der einwandfreie Beweis erbracht worden, daß sich die + Zeuglodontidae, zu denen auch + Protocetus zu stellen ist, somit also die ganze Gruppe der + Archaeoceti auf das engste an primitive Carnivoren anschließen und aus diesen hervorgegangen sind. Die Vorstufen von + Protocetus haben wahrscheinlich ein Entwicklungsstadium durchlaufen, das dem auffallend langschädeligen + Apterodon

Fig. 243. Schädel des primitivsten Urwals, Protocetus atavus, aus dem Mitteleocän Unterägyptens (untere Mokattamstufe des Mokattamberges bei Kairo). Die Schädellänge beträgt 60 cm. (Das Schnauzenende ist ergänzt.) Nach E. Fraas, 1904.

macrognathum aus dem Unteroligocän des Fayûm (Ägypten) ziemlich ähnlich gewesen sein dürfte, was die allgemeinen Formverhältnisse des Schädels betrifft (vgl. S. 339).

Die + *Urwale*, + *Archaeoceti* besaßen noch ein vollständiges oder der Zahl nach kaum reduziertes Gebiß (im hinteren Molarenabschnitt treten gelegentlich Reduktionserscheinungen auf), das im Molarenabschnitte dem Milchgebiß, im vorderen Gebißabschnitt aber dem Ersatzgebiß angehörte [Abel]. Die Prämolaren waren bei den ältesten Gattungen noch zweiwurzelig, die Molaren sogar noch dreiwurzelig. Obwohl bei + *Protocetus* das Vorderende an der Schnauze des einzigen bis jetzt bekannt gewordenen Schädels verloren gegangen ist, darf doch auch für diese Gattung das gleiche Verhalten wie bei den sich an + Protocetus anschließenden + *Zeuglodonten* angenommen werden, die drei Schneidezähne im Zwischenkiefer besaßen, so daß die Gebißformel für + Protocetus atavus zu lauten hat: 3 I 1 C 4 P 3 M. Schon bei + Protocetus erscheint der hintere Molarenabschnitt im Reduktionsstadium und bei + *Zeuglodon* ist diese Reduktion, wie z. B. + Zeuglodon Osiris Dames aus dem Obereocän Ägyptens zeigt, noch weiter vorgeschritten. Bei + Protocetus sind die einwurzeligen Inzisiven einschließlich der zweiwurzeligen Eckzähne kegelförmig, die hinten anschließen-

den Backenzähne haben in der Seitenansicht dreieckige, seitlich komprimierte Kronen, aber noch ohne Zackenbildungen an der Vorder- und Hinterkante; schon bei +Zeuglodon treten jedoch solche Zackenbildungen auf, die den Backenzähnen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Backenzähnen von Robben verleihen. Diese gezackten Vorder- und Hinterkanten der Backenzähne bleiben auch bei den +Squalodontiden erhalten, gehen aber dann unter der allgemeinen Uniformierung aller Zähne verloren, so daß endlich fast keine Formunterschiede zwischen den vorderen und hinteren Zähnen der zahntragenden jüngeren Wale mehr bestehen (sekundäre Homodontie oder Pseudohomodontie).

Der primitive Charakter des Schädels von +*Protocetus* tritt ferner sehr deutlich in Erscheinung, wenn wir die Lage der Nasenlöcher betrachten. Diese liegen hier viel weiter vorne als bei irgendeinem der recenten Wale, aber doch schon weiter hinten als bei den Landraubtieren. Die Verschiebung der Nasenlöcher von vorne nach hinten ist eine Folgeerscheinung der fortschreitend gesteigerten Anpassung an das Leben im Wasser (s. oben). Die Halswirbel der +Archaeoceten waren sämtlich frei (Fig. 244) und gestatteten dem Schädel eine weit größere Bewegungsfreiheit als dies bei der Mehrzahl der recenten Cetaceen der Fall ist, wo Verschmelzungen der Halswirbel und eine weitgehende Verkürzung der Wirbelkörper die Regel und ein Freibleiben der Halswirbel eine Ausnahme darstellt (Inia, Platanista, Stenodelphis, Beluga, Monodon, Balaenoptera usw.). Ein weiteres primitives Merkmal der +Archaeoceten liegt im Vorhan-

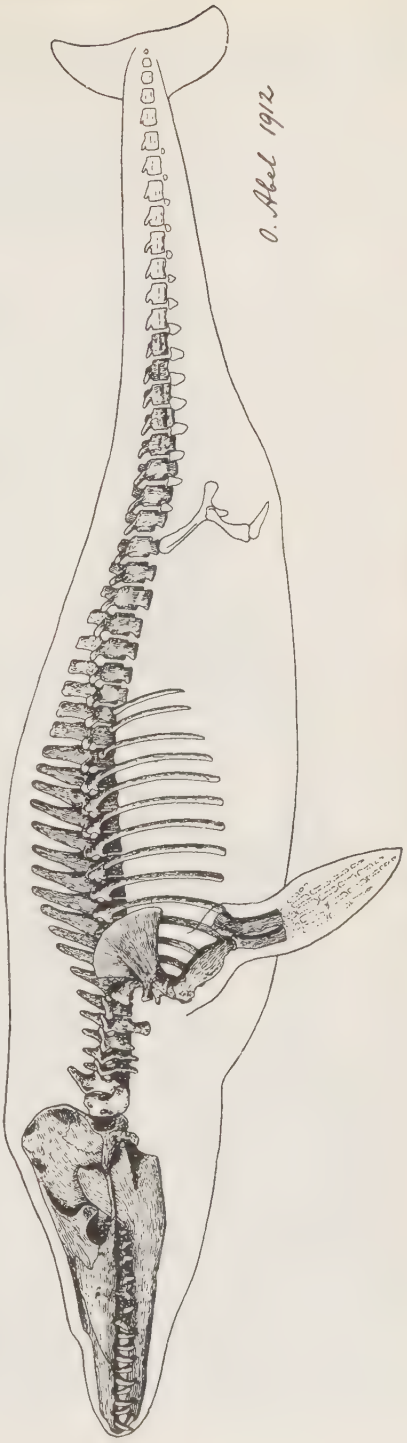


Fig. 244. Zeuglodon Osiris, aus dem Obereocän Ägyptens. Ungefähr $^1/_{16}$ nat. Gr. Nach O. Abel, 1913.

densein eines sehr hohen und stark entwickelten medianen Schädelkammes. Sehr auffallend ist die bedeutende Weite der Schläfengruben im Verhältnisse zu dem sehr kleinen Hirnteile der Schädelkapsel und die Schwäche der Jochbögen (Fig. 245).

Die Gliedmaßen der †Archaeoceten sind nur durch dürftige Reste bekannt, aber diese reichen aus, um feststellen zu können, daß der Arm zu einer Flosse umgestaltet war und daß die Hinterbeine wahrscheinlich ebenso wie bei den Bartenwalen nur auf ein Rudiment des Hüftbeins [F. A. Lucas, J. W. Gidley] und ein Rudiment des Femurs beschränkt gewesen und daher nicht mehr funktionell gewesen sind. Wahrscheinlich waren sie auch bereits bei †*Basilosaurus*, bei dem die Reste der Hintergliedmaßen beobachtet wurden (Fig. 246), nicht mehr äußerlich sichtbar. In der Vorderextremität fällt die Verlegung der Spina scapulae gegen den Vorderrand des Schulterblattes auf, eine Folge der Reduktion des Musculus praespinatus und der stärkeren Inanspruchnahme des M. postspinatus [Abel]. Der Humerus von †Zeuglodon und von †Basilosaurus ist länger und in seiner Gesamtform primitiver als bei phylogenetisch höher stehenden Cetaceen. Radius und Ulna erinnern an die Unterarmknochen der Balaenopteriden.

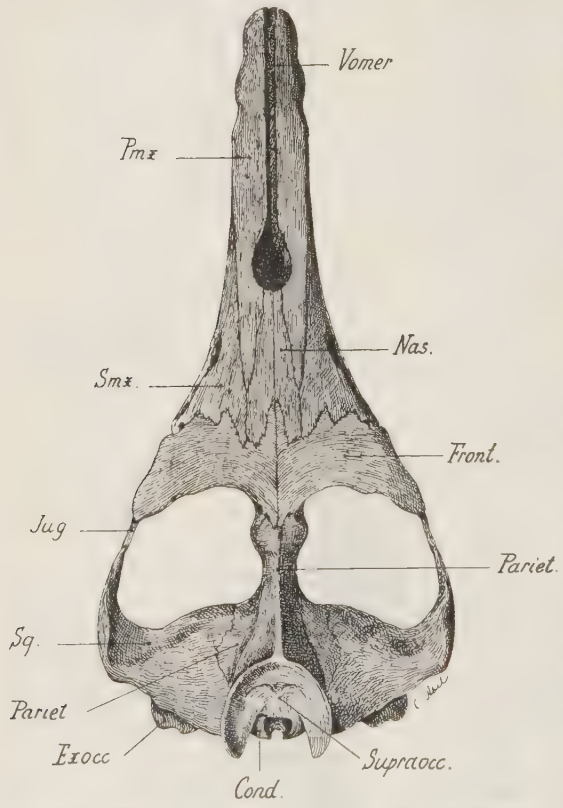


Fig. 245. Schädel von Zeuglodon Isis aus dem oberen Mitteleocän von Ägypten; Schädellänge 119 cm. Rekonstruktion nach einer Abbildung von E. v. Stromer.

In der Ausbildung der Wirbel bestehen, namentlich hinsichtlich der Länge der Wirbelkörper, tiefgreifende Unterschiede innerhalb der in der Familie der †Zeuglodontidae zusammengefaßten Gattungen. Bei der einen Gruppe von Gattungen, die sich um †Zeuglodon Osiris Dames aus dem Obereocän Ägyptens reihen, sind die Zentren relativ kurz und die Rekonstruktion des Rumpfes gibt daher ein Bild, das sich ungefähr dem Normaltypus der recenten Balaenopteriden nähert (Fig. 244). Dagegen sind die Wirbel von †Basilosaurus cetoides Owen aus dem Obereocän

von Alabama, Nordamerika (Fig. 246), so außerordentlich lang, daß, wie das aus zwei Individuen kombinierte, von Gidley beschriebene Skelet des Nationalmuseums in Washington zeigt, der Körper eine für einen Wal ganz anormale Länge erreicht haben muß. Es scheint so, als ob + Basilosaurus einen Typus repräsentiert hat, wie er unter den + Ichthyosauriern bei + Cymbospondylus petrinus (Trias Kaliforniens) und bei den + Mosasauriern bekannt ist. Die sorgfältigen Untersuchungen Gidleys haben ergeben, daß die Zahl der Thorakalwirbel von + Basilosaurus 13—14, die der Lumbalwirbel aber gleichfalls 13 beträgt, eine für Säugetiere abnorm hohe Zahl, die nur durch Neubildung von Wirbeln in der Lendenregion, nicht aber durch eine Rückwärtsverlegung des Sacrums (es ist bei den Cetaceen nur ein einziger Wirbel als Sakralwirbel, nach der Austrittsstelle des Plexus sacralis, zu bezeichnen) erklärt werden kann. Auffallend ist ferner die eigenartige, bei + Basilosaurus sehr stark, bei den anderen Zeuglodontiden schwächer entwickelte blätterige Struktur der äußeren Schichten der Wirbelkörper, an denen die Processus obliquo-mammillares sehr stark entwickelt sind.

Zu den morphologischen Besonderheiten von + Zeuglodon gehört nach den sorgfältigen Untersuchungen von J. F. Pompeckj (1922) die Struktur des Ohrskeletes. Vor allem unterscheidet sich das Petrosum von + Zeuglodon von dem aller übrigen Wale durch das Vorhandensein einer hohen dorsalen Schuppe; dazu kommt, daß das Petrosum mittels des Processus superior an der seitlichen Innenwand des Schädels durch Koossifikation fest verbunden erscheint. An der Umrahmung des Hirnraumes nimmt die ganze mesiale oder cerebrale Fläche des Petrosums teil. In diesen drei Eigenheiten zeigt + Zeuglodon altertümliche, von den Landraubtieren vererbte Merkmale. Das Bild des Mastoideums von + Zeuglodon ist übrigens noch bei + Patriocetus Abel vollständig dasselbe, obwohl die letztere Gattung nicht direkt von + Zeuglodon abgeleitet werden kann. Die Bulla von + Zeuglodon ist, wie schon Stromer hervorgehoben und Pompeckj bestätigt hat, derjenigen der Mystacoceti sehr ähnlich gewesen. Somit treten bei Zeuglodon Merkmale auf, die einerseits in der Richtung gegen Bartenwale, andererseits in der Richtung gegen Zahnwale weisen und dafür sprechen, daß beide Stämme in den + Archaeoceti wurzeln, wie Abel (1913) nachdrücklich vertreten hat.

Im Gehirn von + Zeuglodon, das wir uns in den Grundzügen aus den Ausgüssen des Hirnhöhlenraumes rekonstruieren können (obwohl ein solcher Ausguß niemals vollständig das Bild des Gehirnes wiederzugeben vermag), fällt, wie aus den eingehenden Untersuchungen von Raymond A. Dart (1923) hervorgeht, besonders die starke Ausbildung der Riechnerven auf, die bei den jüngeren Cetaceen sehr stark reduziert erscheinen.

Fig. 246. Skelet von Zeuglodon cetoides Owen, kombiniert aus den Resten zweier Individuen aus dem Eocän von Cocoa (Alabama). Länge des rekonstruierten Skeletes ungefähr 18 m. (Nach J. W. Gidley, 1913.)

Daß +Zeuglodon eine sehr weitgehende Anpassung an das Wasserleben besaß, geht neben den bereits besprochenen Umformungen der Gliedmaßen, der Verlegung der Nasenöffnungen gegen hinten usw., vor allem aus dem Baue und der Organisation des knöchernen Gehörapparates hervor, der für die Gattung +Zeuglodon durch J. F. Pompeckj eine sehr eingehende Untersuchung erfahren hat. Besonders beachtenswert erscheint die von Pompeckj ausdrücklich hervorgehobene Mischung von Merkmalen, die entweder nur bei Zahnwalen oder nur bei Bartenwalen zu beobachten sind, so daß Pompeckj (1922) zu folgendem Schlusse gelangte: „Sehen wir ab von den besonderen und als altertümliche zu deutenden Merkmalen, so erkennen wir im Ohrskelet von +Zeuglodon Eigenschaften, von denen die einen ganz klar in der Richtung auf Zahnwale, die anderen ebenso sicher in der Richtung auf Bartenwale hinweisen." So gleicht die Vorwölbung der Pars labyrinthica des Petrosums in mesioventraler Richtung der von Zahnwalen, ohne jedoch ebenso stark ausgeprägt zu sein. Der Proc. anterior petrosi erinnert an die gleiche Bildung bei altertümlichen Zahnwalen. Ferner gleicht der Malleus in seiner Gesamtform sehr dem einzelner Zahnwale (+Squalodon, Platanista, Globicephala); der Amboß gleicht dem der Delphine. Andererseits bestehen weitgehende Übereinstimmungen zwischen dem Ohrskelet von +Zeuglodon mit dem der Bartenwale, zunächst in der Lage und Umgrenzung der großen Fissura petroso-basioccipitalis, die aus den mit dem Foramen condyloideum und For. ovale verschmolzenen beiden Foramina lacera besteht. „Herrscht auch keine ins einzelne gehende Formgleichheit, so erscheinen die Verhältnisse bei Balaenoptera doch als leicht von den bei +Zeuglodon beobachteten abzuleitende" [Pompeckj]. Eine Bartenwalähnlichkeit ist weiter im Manubrium mallei, in der Weite des Spatium intercrurale im Stapes und in der Weite des für die Aufnahme des knorpeligen äußeren Gehörganges bestimmten Kanals ausgeprägt. Schon Stromer hat auf die später von Abel und Pompeckj betonte Übereinstimmung der Bulla von Zeuglodon mit der der Bartenwale hingewiesen. So spricht auch das Ohrskelet von +Zeuglodon für eine Stammeseinheit der modernen Wale, und zwar erscheinen die durch +Zeuglodon charakterisierten +Archaeoceti als die Stammgruppe der Zahnwale und Bartenwale, mag auch +Zeuglodon, wie schon betont, nicht selbst als die unmittelbare Ahnenform gelten dürfen.

Die Hauptentwicklung der +Archaeoceten fällt in das Eocän. Sie beginnen mit +Protocetus atavus im basalen Mitteleocän von Kairo; in etwas jüngeren Schichten Ägyptens ist +Eocetus Schweinfurthi gefunden, den v. Stromer (1908) als Vertreter eines Seitenastes betrachtet, während er die +Zeuglodontidae unmittelbar von +Protocetus ableitet. Im oberen Eocän Ägyptens treten zahlreiche +Zeuglodonten auf (+Z. Isis Beadnell, +Z. Zitteli Stromer, +Z. cf. brachyspondylus Müller, +Prozeuglodon atrox Andrews), verschwinden aber dann nicht ganz aus den europäischen Meeren, sondern erhalten sich in Österreich (+*Patriocetus* Abel, +*Agriocetus* Abel) noch bis an die Grenze zwischen Oligocän und Miocän, in Frankreich (+*Phococetus* Delfortrie) sogar noch bis in das mittlere Miocän. Auch aus anderen Weltteilen sind aus marinen Ablagerungen vereinzelte Zähne von +Archaeoceten bekannt (Südamerika, Seymourinsel, Neuseeland, Tasmanien).

Die Backenzähne der +Archaeoceten sind im allgemeinen nach einem einheitlichen Typus gebaut; bei den echten +Zeuglodonten ist

immer ein Formunterschied zwischen den unteren P und M zu beobachten, da die ersteren sowohl am Vorder- als auch am Hinterrande der seitlich komprimierten Zähne Zacken besitzen, während die M nur am Hinter-

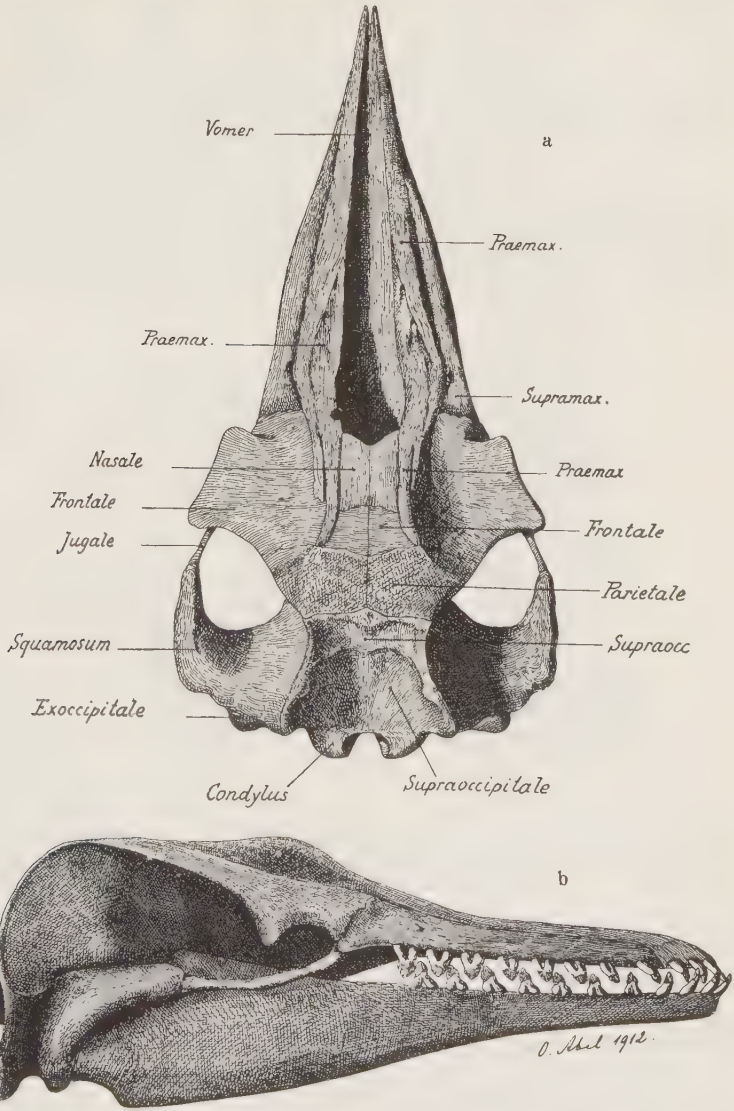


Fig. 247. Rekonstruktion des Schädels von Patriocetus Ehrlichi v. Ben., einer Übergangsform von den Urwalen zu den Bartenwalen, aus dem Oberoligocän von Linz, Ober-Österreich. a von oben, b von der Seite. Schädellänge 65 cm. Nach O. Abel.

rande gezackt sind. Die größten Backenzähne der ganzen Backenzahnreihe sind immer die hinteren Prämolaren. Tritt bei + Zeuglodon eine Reduktion des Molarenabschnittes in Erscheinung, so daß das Gebiß weniger Zähne als

bei +Protocetus umfaßt, so erscheint dagegen der zu den +Archaeoceten zu rechnende +*Microzeuglodon* Strom. aus dem Alttertiär des Kaukasus bereits auf dem Wege einer Zahnvermehrung, wie sie bei den sich wahrscheinlich an +Microzeuglodon anschließenden kleinen +Squalodontiden vom Typus +*Neosqualodon* Dal Piaz vollzogen erscheint und von da an ein in der Stammesgeschichte der einzelnen Zahnwalstämme durch kürzere oder längere Zeit hindurch beibehaltenes Merkmal bildet (s. oben). Eine sehr auffallende Reduktion des Gebisses hat jedoch bei +Patriocetus Abel (Fig. 247) stattgefunden. Hier ist zwar noch die Zahnzahl nicht reduziert (3 I 1 C 4 P 3 M), was ausdrücklich hervorzuheben ist, da dies entschieden für die Beibehaltung des Ersatzgebisses spricht (das Milchgebiß kam bei den +Archaeoceti allem Anscheine nach nicht zur ganzen Ausbildung), aber die Zahnkronen sind hoch über den Kieferrand erhoben und die Wurzeln aller Zähne sind unterhalb der Kronen sehr stark eingeschnürt, was nur

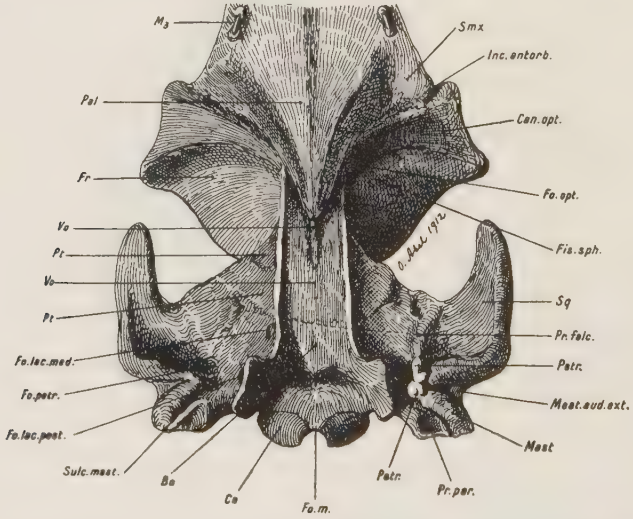


Fig. 248. Rekonstruktion der Schädelbasis von Patriocetus Ehrlichi van Ben. Dasselbe Original wie Fig. 247. Nach O. Abel.

als Reduktionserscheinung gewertet werden kann. Von besonderer Wichtigkeit ist jedoch das Verhalten der Schädelknochen zueinander. Bei den echten Odontoceti (Squaloceti Abel und Delphinoceti Abel) sind die Gesichtsknochen im Bereiche der Supraorbitalflügel so übereinandergeschoben, daß auf dem Frontale ein dünnes Blatt des Supramaxillare und darüber, weiter gegen innen, ein ebenfalls dünnes Blatt des Praemaxillare liegt. Dies ist eine Folge der weitgehenden Verschiebung der Nasenöffnungen nach hinten, die bei den Ziphiidae (z. B. +Choneziphius) das Extrem erreicht (Fig. 252). Ganz anders ist das Verhalten der Supramaxillaria bei den +Archaeoceti und Mystacoceti. Bei diesen beiden stößt das Supramaxillare in einer mehr weniger transversal gestellten Naht an das Frontale im Supraorbital- oder Präorbitalbereiche an (Fig. 245, 256). Genau die gleichen Verhältnisse sind vollkommen deutlich bei +Patriocetus Abel aus dem obersten Oligocän Österreichs zu beobachten. Dies sowie die allgemeinen

Verhältnisse des Schädels weisen +Patriocetus eine Mittelstellung zwischen den +Archaeoceti und Mystacoceti an, die somit von +Archaeoceti abstammen müssen. Die Zahl von im Maximum 53 Einzelzähnen in den Kiefern von Bartenwalembryonen (s. oben) deutet Abel (1913) als durch den Zerfall der Backenzähne in je sieben Stücke, entsprechend der Siebenzahl der Zacken jedes Backenzahnes eines typischen +Archaeoceten, entstanden. Zu diesen 49, zu isolierten Zahnrudimenten gewordenen Zacken treten dann noch die Rudimente der vier einspitzigen Vorderzähne (3 I und 1 C), so daß dadurch die Zahl 53 erreicht wird.

Stellen sich somit +Patriocetus und der sich an ihn anschließende +*Agriocetus* aus denselben Schichten Österreichs nach Abel als Übergangsformen der +Archaeoceti zu den Mystacoceti dar, die vom unteren Miocän angefangen sich außerordentlich rasch entwickelt und im unteren Pliocän bereits eine ihrem gegenwärtigen Spezialisationszustand nahezu entsprechende Höhe erreicht haben, so erscheint die Gruppe der Haizahnwale oder *Squaloceti* durch Formen wie +*Prosqualodon* aus dem Miocän Patagoniens und Tasmaniens oder durch die sonderbare Gattung +*Agorophius* Cope aus dem Alttertiär von Südkarolina mit den +Archaeoceti, wenn auch nicht mit den typischen +Zeuglodontiden verknüpft, ebenso wie durch den schon erwähnten +*Neosqualodon*, der möglicherweise einen dritten, aus den +Archaeoceti abzweigenden Weg bezeichnet. Bei +Agorophius greift das Supramaxillare bereits nach hinten auf die Supraorbitalplatte des Frontale hinauf, und es erscheint damit hier der Weg zu einer so vollständigen Überschiebung, wie sie schon bei den miocänen Zahnwalen Regel geworden ist, eingeschlagen. +*Archaeodelphis* Allen (A. patrius Allen) aus der (?) Jackson Formation (Obereocän) Nord-Amerikas schließt sich +Agorophius enge an und bildet mit ihm die Familie +*Agorophiidae*. Der Schädel ist bei den beiden Gattungen sehr niedrig, die Schnauze (bei +Archaeodelphis abgebrochen) ist wahrscheinlich verlängert gewesen. Die Familie +Agorophiidae läßt sich jedoch nicht mehr weiter in jüngere Schichten verfolgen und scheint nicht die Wurzel der +Squalodontidae zu bilden.

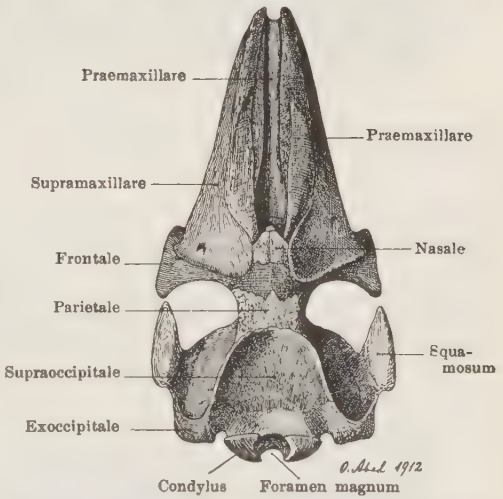


Fig. 249. Rekonstruktion des Schädels von Agorophius pygmaeus aus dem Alttertiär von Südkarolina, Nord-Amerika. $^1/_6$ nat. Gr. Nach O. Abel.

War das Eocän die Blütezeit der +Zeuglodontidae, so tritt die zuerst im oberen Oligocän an Bedeutung gewinnende Familie der +*Squalodontidae* im Miocän in ihre Blüteperiode ein. Um die Gattung +*Squalodon* Gratel, die durch zahlreiche Funde aus allen Erdteilen belegt ist und von der mehrere trefflich erhaltene Schädel aus Europa bekannt sind, gruppieren sich zahl-

reiche andere Gattungen, mit vielen, meist aber sehr ungenügend bekannten und unzureichend definierten Arten. Als Typus mag + Squalodon bariensis Jourdan aus dem Miocän Frankreichs gelten. Die Schnauze ist sehr stark verlängert und trägt im Zwischenkiefer 3 I, denen zunächst der einspitzige und einwurzelige C, einige einwurzelige Backenzähne und dann 7 bis 8 zweiwurzelige Backenzähne folgen; den Beschluß der Backenzahnreihe bilden ein oder zwei dreiwurzelige Backenzähne, doch können dieselben auch durch zweiwurzelige vertreten werden. Die Gesamtzahl der Zähne in jedem Supramaxillare beträgt 12, die Gesamtzahl der oberen

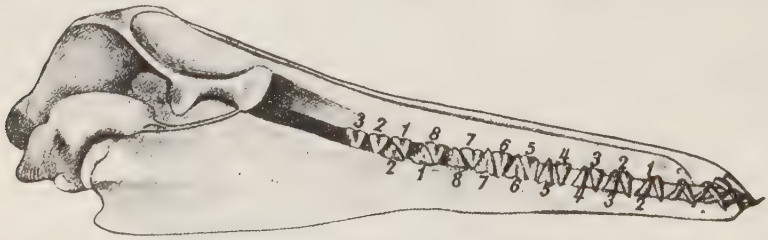


Fig. 250. Squalodon bariensis Jourdan, aus dem Miocän Südfrankreichs. Etwa $^1/_{10}$ nat. Gr. Nach O. Abel.

Zähne auf jeder Seite der Schnauze somit 15. Bei anderen Arten kann diese Zahl den Betrag von 16 erreichen, das Gebiß ist daher polyodont. Abel hat (1905) gezeigt, daß die Vermehrung im Prämolarenabschnitt eingesetzt hat. Da die drei letzten Backenzähne Reduktionserscheinungen aufweisen, gehören sie vielleicht als Molaren noch dem Milchgebiß an, das daher bei dieser Gattung möglicherweise noch nicht ganz obliteriert war. Die Form der Backenzähne ist durch allmähliche Übergänge mit der der vorderen Zähne enge verbunden; manche der Backenzähne zeigen, daß die ursprünglich gegabelten Wurzeln sich später dicht aneinanderlegen und endlich miteinander verschmelzen, so daß uns schon + Squalodon den Weg zeigt, auf dem bei der aus + Squalodon hervorgegangenen Gattung + Scaldicetus das durchaus einspitzige und einwurzelige Gebiß hervorging, das zu dem Physeteridentypus hinüberleitet. Im Obermiocän von Antwerpen liegen alle Übergänge von + Squalodon bis zu der bereits im Zwischenkiefer und Oberkiefer zahnlos gewordenen, die Brücke zur recenten Gattung Physeter bildenden Gattung + *Placoziphius* v. Ben. vor: zuerst + *Scaldicetus* Du Bus (Zwischenkiefer, Oberkiefer und Unterkiefer mit $\frac{2\,2}{2\,4}$ Zähnen), dann + *Physeterula* v. Ben. (obere Dentition unbekannt, untere 20, davon im Symphysenteil 12, Schmelz bei allen Zähnen verloren); dann + *Prophyseter* Abel (Zwischenkiefer in der Jugend noch bezahnt, dann zahnlos, Oberkiefer im Alter gleichfalls zahnlos); + *Placoziphius* (vollständige Reduktion des oberen Gebisses schon in früher Jugend) [Abel, 1905].

Fig. 251. Unterkieferfragment von Mioziphius belgicus Abel aus dem Obermiocän von Antwerpen. $^1/_6$ nat. Gr. Nach O. Abel.

In gleich raschem Tempo hat sich die Herausbildung der *Ziphiidae* aus + Squalodontidae vollzogen, nur schiebt sich zwischen + Squalodon und dem ersten echten Ziphiiden noch eine sehr langschnauzige Vorstufe ein, deren Gebiß aus einer sehr großen Zahl kleiner, einwurzeliger Zähne

Fig. 252. Schädel von Choneziphius planirostris Cuvier aus dem Obermiocän von Antwerpen, rekonstruiert; von der Seite. In ca. $^1/_8$ nat. Gr. Nach O. Abel.

bestand. Solche Übergangsformen sind in vortrefflicher Erhaltung aus dem Miocän Italiens bekannt geworden (+Ziphiodelphis Abeli Dal Piaz); bei dieser Gattung zeigen sich bereits die Reduktionserscheinungen des oberen Gebisses, wahrscheinlich infolge des Überganges von der ichthyophagen zur teuthophagen Nahrungsweise, die bei den sich anschließenden Gattungen eine rasche Steigerung erfuhren. Bei den recenten Ziphiiden,

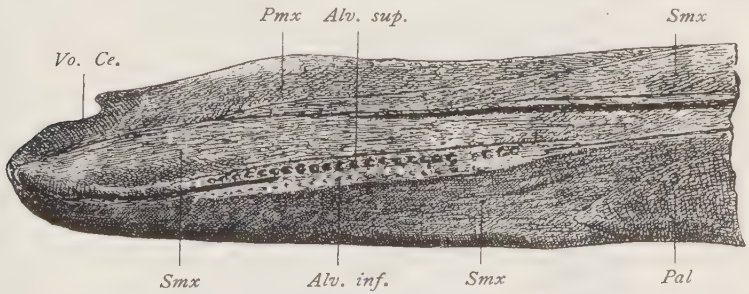


Fig. 253. Schnauze von Choneziphius planirostris (vgl. Fig. 252). *Alv. inf.* untere, *Alv. sup.* obere Alveolenreihe, zu einer und derselben Reihe von Zähnen gehörig (S. 406). Nach O. Abel.

z. B. bei Mesoplodon, verbleiben die sehr kleinen rudimentären und funktionslosen oberen Zähne nur im Zahnfleisch, ohne mit den Wurzelspitzen den Kieferknochen zu erreichen; bei den miocänen Ziphiiden aus dem Boldérien von Antwerpen sind jedoch sowohl bei +*Mioziphius* Abel (Fig. 251) wie bei +*Choneziphius* Duv. (Fig. 252) (dieser auch aus Nord-Amerika bekannt) die Wurzeln der bereits im Reduktionsstadium befindlichen Zähnchen in den Kieferknochen eingesenkt worden, so daß die rudimentäre Alveolar-

reihe aus einer Reihe dichtgedrängter Grübchen (in jedem Oberkiefer bei + Mioziphius 35 bis 48, bei + Choneziphius 23 bis 25) besteht. Bei der letzteren Gattung kann man die einzigartige Beobachtung machen, daß zwei dieser rudimentären Zahnreihen übereinander liegen (Fig. 253), was dadurch entstanden ist, daß die im Zahnfleisch steckenden, nur locker in den Kieferknochen eingesenkten Zähnchen bei dem starken Anschwellen des Oberteiles der Schnauze (beim Eintritt der Geschlechtsreife, als Ausbildung der Schnauze zur Angriffs- und Verteidigungswaffe) wieder aus dem Knochen herausgehoben und neuerlich, etwas höher oben, in den Kiefer wieder eingesenkt wurden [Abel]. Im Unterkiefer werden bei den Ziphiidae ein oder zwei Paar Zähne stärker ausgebildet, die bei dem recenten Mesoplodon Layardi eine extreme, das Individuum schädigende Ausbildung erreichen können. Schon bei + *Palaeoziphius* Abel aus dem Obermiocän von Antwerpen wird diese Entwicklung eingeleitet [Abel], bei + *Anoplonassa* Cope (aus Nord-Amerika) und + Mioziphius gesteigert; aber auch in diesem Stamme erscheinen bereits im Obermiocän Europas Vertreter der recenten Gattung *Mesoplodon*, die beweisen, daß die außerordentlich rasche Stammesentwicklung der Ziphiiden im oberen Miocän bereits

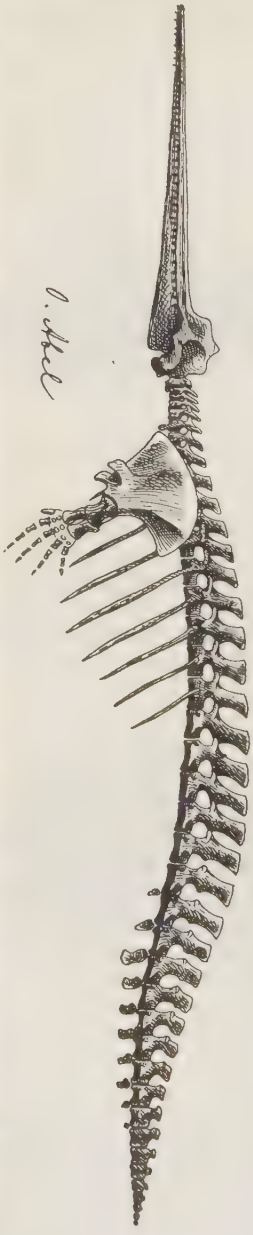


Fig. 254. Rekonstruktion des Skelets von Cyrtodelphis sulcatus Gerv., aus dem Miocän Mittel- und Süd-Europas. Schädellänge ca. 80 cm. Nach O. Abel.

Fig. 255. Rekonstruktion des Skelets von Eurhinodelphis Cocheteuxi Du Bus aus dem Obermiocän von Antwerpen. Körperlänge ca. 4 m. Nach O. Abel.

in den Grundzügen beendet war, nachdem sie im unteren Miocän mit den langschnauzigen, polyodonten Walen eingesetzt hatte, aus denen +Palaeoziphius hervorging.

Diese langschnauzigen Zahnwale, deren letzte lebende Verwandte in den fluviatilen Gattungen Inia, Platanista und Stenodelphis erhalten geblieben sind, wurden früher als *Platanistidae* zusammengefaßt, zerfallen aber in zahlreiche selbständige Stammesreihen, deren Zusammenhänge und deren Geschichte in den Einzelheiten heute noch nicht genügend erforscht sind. Bis jetzt ist eine große Zahl verschiedener Gattungen beschrieben worden (z. B. +*Schizodelphis*, +*Acrodelphis*, +*Cyrtodelphis* (Fig. 254), +*Argyrocetus*, +*Argyrodelphis*, +*Diochotichus*, +*Zarhachis*, +*Ischyorhynchus*, +*Pomatodelphis*, +*Diaphorocetus* usw.), die hauptsächlich in miocänen Meeresablagerungen Europas, Nord-Amerikas und Süd-Amerikas entdeckt worden sind.

Die am wenigsten vom Typus +*Acrodelphis* Abel (Miocän Europas) abweichenden, primitiveren Gattungen dieser Gruppe, die jedoch alle durch sehr lange und reichbezahnte Schnauzen gekennzeichnet sind, werden einstweilen am besten in der Familie der +*Acrodelphidae* zusammengefaßt. Alle Gattungen dieser Gruppe besitzen sehr lange Wirbelkörper und meist sehr große, an den Enden stark verbreiterte Querfortsätze der Lenden- und Schwanzwirbel (Fig. 254).

Einen noch im Obermiocän erloschenen Seitenzweig bilden die namentlich aus dem Obermiocän Antwerpens, aber auch aus dem Miocän Nord-Amerikas und Japans bekannt gewordenen +*Eurhinodelphiden*, die von Abel untersucht worden sind. Zu den Eigentümlichkeiten dieser Formen (+*Eurhinodelphis* Du Bus) gehört der außerordentlich verlängerte Schnauzenteil des Schädels (Fig. 255), der bei +Eurhinodelphis longirostris Du Bus 9/10 der Schädellänge erreichte. Das in der vorderen Hälfte allein von den Zwischenkiefern gebildete Rostrum war völlig zahnlos und ragte über den nur etwas mehr als die halbe Schnauzenlänge erreichenden Unterkiefer vor, ähnlich wie bei dem +Ichthyosaurier +Eurhinosaurus [Abel], aus dem süddeutschen Lias. Wahrscheinlich diente die lange Schnauze als Stöberapparat in den litoralen Seegraswiesen und submarinen Tangwäldern. Die Halswirbel von +Eurhinodelphis waren nicht nur wie bei den meisten miocänen Zahnwalen frei, sondern auch auffallend lang (Fig. 255), also ein sehr primitives Merkmal innerhalb der Cetaceen. Dies steht mit der vermuteten Stöberfunktion der langen Schnauze in gutem Einklang. Der Thorax war kurz, der Übergang von den rippentragenden Brustwirbeln zu den Lendenwirbeln vollzog sich ebenso wie bei den Physeteridae und Ziphiidae, indem an den letzten Thorakalwirbeln der Wirbelkörper mit dem sich von der Rippe trennenden Collum costae verschmolz, so daß die Rippe mit ihrem Tuberculum an dem Ende des Collum costae artikulierte, dessen Kopf mit der Parapophyse zu einer „Merapophyse" [Abel] verschmolz. Die Wirbel von +Eurhinodelphis nahmen von den Halswirbeln angefangen bis in die Sakralregion bedeutend an Größe zu und die stärksten Wirbel der ganzen Wirbelsäule liegen in der vorderen Schwanzregion.

Sind somit die genetischen Zusammenhänge der +Squalodontidae mit den Physeteridae, Ziphiidae, sowie den verschiedenen Stämmen der das Miocän kennzeichnenden und heute nur mehr in Inia, Stenodelphis, Platanista und Lipotes fortlebenden Linien als in den Grundzügen, wenn auch

noch lange nicht in allen Einzelheiten als, geklärt zu betrachten, so ist der Anschluß der übrigen, von Abel als *Delphinoceti* zusammengefaßten Zahnwale an ältere und primitivere Wale der Alt-Tertiärzeit viel schwieriger durchzuführen. Jedoch ist in den letzten 15 Jahren durch einige neue Funde ein wenig Licht in dieses Dunkel gefallen. Die Reste der tertiären Delphinoceti sind im allgemeinen den recenten Formen sehr nahestehend, während sie sich von den †Squalodontidae ziemlich weit entfernen. Erst der Fund der durch F. W. True 1912 eingehend beschriebenen Zahnwaltype †Delphinodon dividum True aus dem Miocän von Maryland, Nord-Amerika, die dem Kreise der Delphinoceti angehört, brachte den Nachweis, daß auch die Zähne der Delphinoceti ursprünglich einen rauhen Schmelz besaßen, eine vordere und hintere Kante aufwiesen und aus drei oder mehr Höckern bestanden. Nun erklärt sich das Vorhandensein kleiner Zacken an den Zähnen von Phocaena und das Vorhandensein eines rauhen Schmelzes an den Zähnen der lebenden Gattung Steno als Überreste aus einer Entwicklungsstufe der Delphinoceti, in der das Gebiß ähnliche Merkmale besessen haben muß wie bei den †Squalodontiden. Wahrscheinlich gehen die Delphinoceti auf sehr kleine, frühzeitig vom Hauptstamme der †Squalodontidae abgezweigte Zahnwale zurück, die uns bis heute noch unbekannt sind. Auch eine zweite miocäne Delphingattung aus Maryland, die Remington Kellogg 1927 als †Kentriodon pernix beschrieben hat, die ein reich bezahntes Gebiß ($\frac{40}{38}$) besaß, das allerdings nicht die primitiven Züge wie †Delphinodon dividum aufweist, hat, namentlich in dem sehr stark an †*Acrodelphis* Abel erinnernden Schädelbau, viele an die langschnauzigen, kleinen Squaloceti des Miocäns erinnernde Merkmale bewahrt. Dagegen sind die von Abel beschriebenen kleinen Formen wie †Palaeophocaena Andrussowi aus dem Miocän der Krim oder einige kleine Delphine aus dem Obermiocän von Antwerpen (†Protophocaena minima Abel, †Pithanodelphis cornutus Du Bus) Arten, die den lebenden Braunfischen, die sich um *Phocaena* gruppieren, sehr nahestehen und das hohe geologische Alter dieser kleinen Zahnwale beweisen. Von besonderem Interesse ist das Vorhandensein ausgedehnter Panzerreste im Bereiche der Brustflosse von †Delphinopsis Freyeri Müller aus dem Obermiocän Kroatiens, die zuletzt von Abel (1901) beschrieben worden sind. Bei den lebenden Phocaenen und bei *Neophocaena phocaenoides* sind gleichfalls verkalkte Hautpanzerreste vorhanden, bei der ersteren Gattung auf den Vorderrändern der Rückenflosse und der Brustflossen (daher ist eine lebende Art Phocaena spinipinnis genannt worden), bei Neophocaena ist sogar der flossenlose Rücken mit rechteckigen Schildern gepanzert, die in ihrer Mitte Knochenkerne tragen. Die ausgedehntere Bepanzerung der Brustflosse von †Delphinopsis spricht dafür, daß es sich bei den Panzerbildungen dieser lebenden Zahnwale um Rudimente einer bei den Vorfahren stärkeren Bepanzerung handeln dürfte [Abel]. Die biologischen Ursachen dieser Panzerbildungen sind jedoch einstweilen vollkommen unaufgeklärt.

Reste tertiärer Delphinoceti sind in großer Zahl bekannt geworden, doch ist die nähere Bestimmung sehr schwierig, in den meisten Fällen, wenn es sich nur um isolierte Wirbel handelt, geradezu unmöglich. Im allgemeinen läßt sich nur sagen, daß die Angehörigen der Delphinoceti kurze Wirbel mit zwar langen, aber an den Enden nicht verbreiterten Querfortsätzen besitzen, während bei den Angehörigen der Squaloceti lange Wirbel mit stark verbreiterten Querfortsätzen die überwiegende Regel bilden, so daß wenigstens

eine Bestimmung in diesem Rahmen möglich erscheint. Für die Stammesgeschichte der Cetaceen sind jedoch diese Reste fast bedeutungslos.

Überreste fossiler Bartenwale sind seit dem Ende des Oligocäns aus dem Jungtertiär und Quartär in sehr großer Zahl bekannt geworden. Bis jetzt sind etwa 35 Gattungsnamen für diese Reste aufgestellt worden und die paläocetologische Literatur enthält eine sehr große Zahl von Artennamen fossiler *Mystacoceti*, ohne daß wir jedoch heute schon imstande wären, ein klares Bild von den verwandtschaftlichen Zusammenhängen aller dieser Formen zu besitzen, da die meisten Namen auf ungenügende Reste, ja sogar auf unbestimmbare Wirbel und andere Skeletteile aufgestellt worden sind, so daß durch eine Aufzählung dieser Namen nur ein falsches Bild von dem Umfange unserer Kenntnisse von den fossilen Bartenwalen entstehen würde. Die Klassifikation der miocänen und pliocänen Bartenwale wurde auf verschiedenen Wegen durchzuführen versucht, wie durch E. D. Cope nach der Form der Unterkiefer, von F. W. True nach den Verschiedenheiten der Supraorbitalplatte des Frontale und ihrer Beziehung zum Parietale, durch H. Winge nach der Lage und Ausbildung der Unterkiefercondylen und von van Beneden nach den Merkmalen der Ohrknochen. Keiner dieser Versuche kann als durchaus befriedigend bezeichnet werden, so daß wir heute über die Systematik der tertiären Mystacoceten eigentlich noch sehr wenig aussagen können. Unter den bisher beschriebenen miocänen Bartenwalen nimmt die Gattung +*Cetotherium* Brandt aus Europa, Nordamerika und Südamerika eine primitive Stellung ein (Fig. 256). Trotzdem läßt sie sich der Gruppe der *Balaenopteridae* einreihen, und hier ist auch die aus dem Oberoligocän Österreichs bekannte Gattung +*Aulocetus* van Beneden anzuschließen. Auch +*Plesiocetus* van Beneden aus dem Miocän und Pliocän Europas ist ein primitiver Balaenopteride. Der Schädel dieser Gattungen war klein und erreichte kaum den vierten Teil der Körperlänge. Vielleicht gehört in dieselbe Familie der noch nicht genügend bekannte Bartenwal aus dem Obermiocän (sarmatische Stufe) des Wiener Beckens, der von Brandt als +*Pachyacanthus* Suessi beschrieben wurde; der Schädel ist unbekannt, dafür liegen zahlreiche Reste der Rippen und der Wirbelsäule verschiedener Individuen vor, die durch eine hochgradige Pachyostose gekennzeichnet sind und daher anfänglich zu einer Einreihung in den Stamm der Sirenen Veranlassung gegeben haben, wozu jedoch keine Berechtigung vorliegt. Im Unterpliocän treten dann die ersten echten Glattwale oder *Balaenidae* auf, deren Beziehungen untereinander und zu

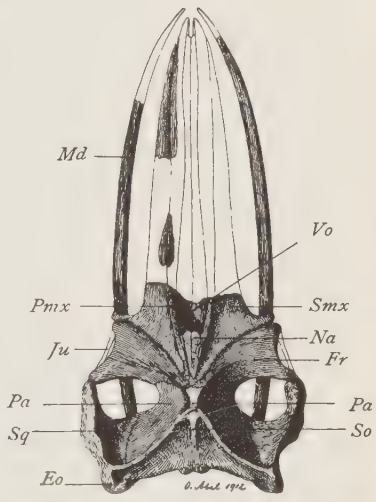


Fig. 256. Cetotherium Rathkei, ein Balaenopteride aus dem Miocän Süd-Rußlands. Rekonstruktion des Schädels, von oben, in $^1/_9$ nat. Gr. Nach O. Abel. *Fr* Frontale; *Ju* Jugale; *Md* Unterkiefer; *Na* Nasale; *Pa* Parietale; *Pmx* Praemaxillare; *So* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum; *Vo* Vomer.

den quartären Gattungen noch nicht genügend aufgehellt erscheinen. Im wesentlichen ist jedoch die Herausbildung der die recenten Bartenwale kennzeichnenden Merkmale schon im oberen Miocän als vollkommen abgeschlossen zu betrachten.

Überordnung: Ungulata.

Gegenüber den bisher behandelten unguikulaten Säugetieren faßte man unter dem allgemeinen Namen Ungulata eine große Zahl von herbivoren, seltener omnivoren, monodelphen Säugetieren zusammen, die zahlreichen Stämmen angehörig, zum Teil bereits vor dem Eocän sich differenzierten, teilweise im Laufe des Tertiärs erloschen, während andere erst in jüngster Zeit zu voller Blüte kamen und die größten Landtiere unserer Zeit lieferten. Trotz ihres verschiedenen Baues stimmen sie zunächst darin überein, daß der meist beträchtlich große Körper in der Regel durch hohe Extremitäten getragen wird, die nur in wenigen Fällen sekundärer Anpassung zum Klettern und Graben gebraucht werden, jedenfalls aber Greifen ausschließen und sehr allgemein zur schnellen Fortbewegung auf dem Boden eingerichtet sind. Zu dem Zwecke wurden, zur Erzielung langer Hebelarme, die ursprünglich pentadaktylen plantigraden Gliedmaßen der Vorfahren derartig aufgerichtet, daß sie digitigrad, endlich unguligrad wurden. Hierbei verlängerten sich die peripheren Teile der Extremitäten, während die Zehenzahl meist reduziert wurde, jedoch so, daß ein resp. zwei der mittleren Digiti auf Kosten der anderen erstarkten und ausschließlich oder hauptsächlich das Gewicht des Körpers tragen.

Diese weitgehende Vereinfachung im Bau der Gliedmaßen, die einseitig abzielt auf die Produktion eines starken Stützapparates, geeignet um den Körper, auch bei schwerem Gewicht desselben, zu tragen und in verschieden schnellem Lauf fortzubewegen, vereinfachte zugleich die Bewegungsmöglichkeiten der Gliedmaßen. Dieselben beschränken sich fast ausschließlich auf Beugung und Streckung der gelenkig verbundenen Segmente derselben. Seitliche oder drehende Bewegung, also auch Pronation und Supination, wurde aufgehoben und Spreizung der Finger war höchstens eine beschränkte. — Besonders charakteristisch aber ist, daß, im Gegensatz zu den übrigen Säugern, die terminalen Phalangen spatelförmig bis dreikantig verbreitert sind und statt einer Kralle (Unguicula) eine Klaue oder einen Huf (Ungula) tragen.

Dieses sehr auffällige Gebilde, das von jeher bei systematischer Betrachtung Berücksichtigung fand, ist aus der Kralle herzuleiten (I, S. 40). So ist denn auch zu erwarten, daß es erstens Formen gibt, die wir anderer Gründe wegen bereits dem Ungulatenstamm zurechnen müssen, obwohl sie noch unguikulat sind. Sie stehen der Wurzel dieses Stammes noch nahe, wie manche +Protungulata (+Condylarthra). Wir finden aber krallenförmige Nägel, unabhängig voneinander, auch bei drei weiteren Ungulatenstämmen, und zwar bei Vertretern der Artiodactyla (+Agriochoeridae), der Mesaxonia (+Ancylopoda), der +Notoungulata (+Homalodontotheriidae). Da, wie Scott hervorhebt, diese an Raubtiere erinnernde Nagelbekleidung mit einem Gebiß zusammengeht, das nur für das Kauen weicher

Pflanzenteile eingerichtet ist, nimmt er an, daß ihre Grabkrallen zum Ausgraben von Wurzeln und Zwiebeln benutzt wurden, eine Ansicht, der auch Abel huldigt (s. bei Ancylopoda).

Des weiteren gibt es aber zwischen ungulaten und unguikulaten Nagelphalangen Übergänge, die also genetischer Art sind. Sie gaben Anlaß zum Terminus „Subungulata", der früher bereits systematisch verwendet wurde zur Bezeichnung der Hyracoidea und Proboscidea. Wir begegneten ihm auch bei den Rodentia als einem obsoleten Namen, wo er rein deskriptiv zu systematischer Gruppierung (Caviidae S. 241) angewandt wurde. Es handelte sich dabei um Übergänge zwischen Krallen und Hufen, welche jedoch nicht genetischer, sondern nur funktioneller Art sind. Fälle also, in denen die Nagelbekleidung eines Tieres, das unzweifelhaft in den unguikulaten Formenkreis gehört, funktionell hufartig wird.

Neuerdings hat Schlosser den Namen Subungulata wieder in Anwendung gebracht zur Zusammenfassung der Proboscidea und Hyracoidea und der mit ihnen genetisch zusammenhängenden †Embrithopoda und Sirenia, deren gemeinsame Wurzel in Nord-Afrika lag. Wenn dieser Terminus auch, wie aus obigem hervorgeht, wenig glücklich ist, so werden wir ihn trotzdem später in Anwendung bringen, um ihn nicht durch einen neuen ersetzen zu müssen. — Genetisch sind die Klauen der Camelidae weit eher ein Mittelding zwischen Kralle und Huf. Wir werden später sehen, daß ihre Vorfahren dreikantige Hufe hatten und unguligrad waren. Daraus entwickelte sich allmählich ihre Digitigradie mit entsprechender Ausbildung der Sohlenfläche zur ausschließlichen Tragefläche des Fußes. Wenn neuerdings behauptet wird, daß in gleicher Weise der Fuß der Ruminantia auf der Sohlenfläche ruhe, so wird das Wesen der unguligraden Klaue verkannt. Kennzeichnend für sie ist, ebenso wie für den echten Huf, daß mitsamt dem modifizierten Zehenballen der Rand der Krallenplatte auf dem Boden ruht, somit der Rand der dorsalen Hornbekleidung der 3. Phalanx (I, S. 22). Ob letzteres dabei mehr oder weniger senkrecht gehalten wird und somit die Körperlast mehr oder weniger auch auf den Zehenballen ruht, ändert nichts an diesem Unterschied gegenüber dem ausgesprochen digitigraden tylopoden Fuß, dem ja auch metapodiale Gelenkkiele fehlen (I, S. 135). Endlich ist die Möglichkeit nicht zu leugnen, daß die Nagelbekleidung eines übrigens echt ungulaten Tieres durch Lebensgewohnheit, Art des Gebrauches der Extremitäten die reine Krallenform behielt oder diese sekundär wieder hervorbildete. Hierbei denken wir an die bereits oben genannten mesaxonen †Ancylopoda, die ihrer Krallen wegen — begreiflich genug — anfänglich den Manidae nahegerückt wurden.

Aus alledem erhellt, daß kein übertriebenes Gewicht auf den Unterschied zwischen Huf und Kralle gelegt werden darf. Die altehrwürdige systematische Verteilung der Monodelphia in Unguiculata und Ungulata gab eben durch diese Namengebung Anlaß hierzu. Die Unterschiede beider großen Abteilungen sind zwar bedeutende, aber keine radikalen und beruhen nicht ausschließlich auf dem Bau der Nagelphalangen. Am selben Fuß können beide Nagelformen vorkommen (Procavia); häufiger wenn derselbe subungulat ist oder gar Plattnägel trägt, wie bei Lemuroidea z. B.

Unzweifelhaft waren die Vorfahren der Ungulata plantigrade Tiere mit Sohlen- und Zehenballen auf der Sohlenfläche. Der Neigung der Nagelphalanx zu seitlicher Verbreiterung und dorsoventraler Abplattung entspricht der abgeflachte, halbmondförmige Nagel mit geringer Wölbung

von rechts nach links, etwa wie ihn die Hyracoidea und Elefanten zeigen. Bei Aufrichtung der Extremität kamen die Sohlenballen außer Kontakt mit dem Boden; nicht so die Zehenballen. Hatte auffallende Zunahme des Körpergewichtes statt, so verschmolzen letztere, wenigstens hinten, zu einer elastischen, mit weichem Horn bedeckten Sohlenfläche. Deren Elastizität wird erhöht durch ein umfangreiches bindegewebiges Kissen, auf dem gleichzeitig die Ventralfläche der mehr oder weniger steil aufgerichteten Digiti ruht, die damit funktionell unguli-plantigrad oder digiti-plantigrad sich verhalten (Elefant, Kamele, Rhinoceros).

In der Mehrzahl der Fälle genügte aber eine beschränktere Sohlenfläche. Dem entsprach die Tendenz der Zehenballen, in das Sohlenhorn einzudringen. Da letzteres durchaus ventral gelagert ist (I, S. 19), so wird es in verschiedenem Maße von der Hornplatte des Hufes umfaßt, die mit vorderer Wölbung der Dorsalfläche der Nagelphalanx aufliegt.

Als weitere Merkmale des Ungulatentypus gilt, daß die Clavicula fehlt; denn unter recenten Ungulaten ist bisher nur eine ganz vorübergehende Anlage derselben beim Schaf beobachtet [Wińcza], während sie unter Fossilen nur von +Mesoreodon und den +Typotheriidae bekannt ist, doch dürfte sie auch noch bei anderen primitiven Arten gefunden werden. Scaphoid und Lunatum sind niemals verschmolzen. Die typische Zahl der Zähne, die stets eine Schmelzbedeckung haben, ist: $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$. I, C und P können aber zum Teil rudimentär werden oder fehlen; stets aber ist das Gebiß heterodont, diphyodont und für herbivore Diät eingerichtet.

Die zahlreichen recenten Vertreter lassen sich in wohlcharakterisierte Gruppen zusammenfassen. Zieht man aber die ausgestorbenen hinzu, die uns stets vollständiger in überwältigender Masse bekannt werden, so werden teils diese unterscheidenden Charaktere durch Mittelformen überbrückt, teils erscheinen uns neue Gruppen, die, ohne Nachkommen zu hinterlassen, verschwanden. Alle diese Reihen konvergieren aber nach dem Eocän zu und führen uns zu kleinen Tieren hin, die entweder den +Condylarthra angehörten oder ihnen näher oder entfernter verwandt waren.

Der taxonomische Begriff +*Condylarthra* rührt von Cope her, der ihn aber selbst bald enger, bald weiter faßte. Schließlich so weit, daß er sämtliche Monodelphia, höchstens mit Ausnahme der Cetacea, aus ihnen herleitete. Dies ist heute nicht mehr aufrecht zu erhalten. Selbst von den Ungulaten dürfte nur ein Teil von den +Condylarthra, wie sie jetzt aufzufassen sind (s. unten), abzuleiten sein. Zunächst können die Artiodactyla, ferner der südamerikanische Ungulatenstamm der +Notoungulata nicht auf diese Stammgruppe zurückgeführt werden; ebensowenig die oben als Subungulata vereinigten Abteilungen. Für alle diese Stämme liegt die selbständige Wurzel tiefer bei kretazeischen, trituberkulaten +Creodonta oder Insectivora. Aus diesen gingen jedoch auch die +Condylarthra hervor, so daß wir aus den primitiven +Creodonta einen Ungulatenzweig heraustreten lassen dürfen, der sich weiter verästelte. Dieser entspräche dann den *Protungulata* oder Urungulata, wie sie bereits Kowalewsky in ideeller Konzeption vorschwebten, wie sie teilweise in Copes Condylarthra, in Marshs Protungulata, in den „Huftieren mit primitiver Organisation" Schlossers eine greifbare Form annahmen. Für uns sind die +Protungulata, die unten des näheren durch Prof. O. Abel behandelt werden sollen, weit enger zu fassen, so daß auf sie der Name Condylarthra

nicht mehr anwendbar ist, insofern als wir nur die verschiedenen Stämme der Perissodactyla in einer Wurzel zusammenlaufen lassen, die wir als +Protungulata zusammenfassen (s. unten).

Es mag nützlich sein, wäre es auch nur von einem nomenklatorischen Gesichtspunkte aus, die obige historische Betrachtung fortzusetzen und daran zu erinnern, daß die ursprüngliche Auffassung von Cope u. a. annahm, daß die Elemente von Carpus und Tarsus serial angeordnet seien, wie folgendes Schema angibt, wobei die senkrechten Striche die vertikalen Gelenkspalten andeuten:

Scaphoid		Lunatum		Triquetrum
Trapezium	Trapezoid	Capitatum		Hamatum
Digitus I	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	Digitus V

Hiergegen hat Matthew neuerdings eingewendet, daß Hand und Fuß der eocänen +Creodonta nicht serial sind, sondern daß deren Elemente alternieren. Leiten wir die Protungulata von +Creodonta ab, so kann ihre Fußstruktur somit ursprünglich keine seriale sein. Es sei denn, daß man rekurrieren wolle auf eine unbekannte Stammform mit serialer Anordnung, wobei darauf hinzuweisen wäre, daß Popowa (1913) in der Entwicklung von Schwein und Rind eine vorübergehende seriale Anordnung der Carpalknochen meinte nachweisen zu können. Die Struktur des Hinterfußes macht diese Annahme nicht unwahrscheinlich; für die Hand muß aber vorläufig noch angenommen werden, daß die seriale Anordnung eine sekundär erworbene ist.

Wie dem auch sei, für die Stammformen der Mehrzahl der Ungulaten wurde die oben am Carpus illustrierte seriale Anordnung als Ausgangspunkt angenommen bei der folgenden Überlegung. Bei der bereits angedeuteten Aufrichtung von Hand und Fuß, schließlich auf die Nagelphalanx, also auf dem Wege von der Plantigradie durch die Digitigradie zur Unguligradie, bei gleichzeitiger Streckung der ersten und zweiten Phalanx der mittleren Finger werden die Seitenfinger vom Boden abgehoben, sie kommen außer Funktion und atrophieren in verschiedenem Grade. Infolge der Änderung der Richtung, in welcher jetzt Druck und Zug auf Carpus und Tarsus einwirken, tritt gleichzeitig eine Verlagerung ihrer Elemente ein. Metacarpus und Metatarsus II und III erhalten hierbei laterale Hilfsfacetten zur Artikulation mit den mehr lateral gelegenen Elementen der distalen Reihe der Carpalia und Tarsalia. Diese hinwiederum erhalten teilweise medial gelegene Gelenkflächen für die Artikulation mit den mehr medial gelegenen Elementen der proximalen Reihe. Mit anderen Worten: die distale Reihe des Carpus erscheint nach innen verschoben, während die Metacarpalia nicht vollständig mitwanderten. Scaphoid, Lunatum, Triquetrum, Capitatum und Hamatum bilden ein Fünfeck. Trapezium, sowie Finger I, II und V haben Neigung zur Reduktion oder zu totalem Schwunde. Diese Verschiebungen im Carpus stellt das folgende Schema dar.

Scaphoid | Lunatum | Triquetrum
Trapezium | Trapezoid | Capitatum | Hamatum ←—
(Digitus I) | Digitus II | Digitus III | Digitus IV | (Digitus V) —→

Bereits vor Jahren (1859) wies Bergmann auf den Nutzen der Anordnung in der Hand- und Fußwurzel, wobei ein Knochen der distalen Reihe der proximalen Reihe sich anschließt mit 2 Flächen, die in stumpfem Winkel

sich vereinigen und dann vice versa einer Gelenkfuge gegenüberstehen. Sicherung gegen Dislokation wird hierdurch erzielt, zugleich aber bei der Funktion transversale Spannung der Bänder. Hierdurch wirkt der Carpus und Tarsus elastisch und stoßmindernd zwischen Propodium und Metapodium.

Die seriale Anordnung nannte Cope taxeopod: sie findet sich unter recenten Ungulaten bei Hyracoidea und Proboscidea (vgl. Fig. 257). Ihr gegenüber steht die Diplarthrie. Sie äußert sich im Fuß in der Artikulation des Talus mit dem Naviculare und mit dem Cuboid, während bei Taxeopodie der Talus nur mit dem Naviculare, das Cuboid nur mit dem Calcaneus gelenkt.

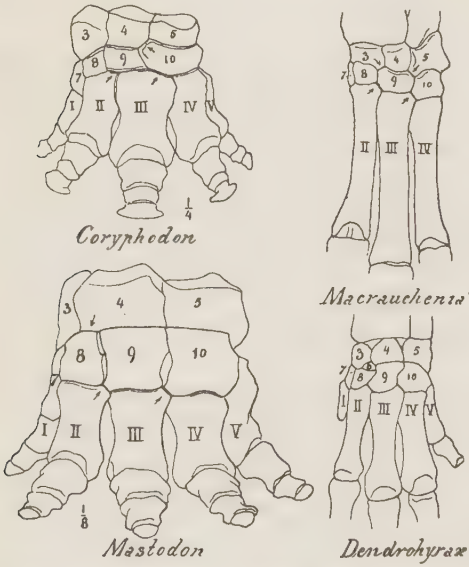


Fig. 257. Skizzen der Hand von Ungulaten. Nach H. F. Osborn. Zur Demonstration der durch die Pfeile angedeuteten Richtung der Verschiebung im Carpus und Metacarpus. *3* Scaphoid; *4* Lunatum; *5* Triquetrum; *6* Centrale; *7* Trapezium; *8* Trapezoid; *9* Capitatum; *10* Hamatum.

Für weiteres über die Fußstruktur in moderner Fassung sei auf Gregory (1910, S. 446) verwiesen. Sie wird auch bei den einzelnen Ordnungen der Ungulaten näher berücksichtigt werden.

Das Obige bildet aber einen guten Ausgangspunkt für unsere weiteren allgemeinen Betrachtungen, wie diese Einleitung zu den Ungulaten sie gestattet. Entsprechend der Aufgabe dieses Buches, sich an erster Stelle mit den recenten Säugern zu befassen und deren Verständnis zu fördern, bringen wir zuerst die Perissodactyla und Artiodactyla einleitend zur Behandlung.

Die in der ersten Auflage dieses Werkes geübte Zusammenfassung derselben zum Stamme der Diplarthra läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten. Aber auch jetzt noch empfiehlt es sich von einem didaktischen Gesichtspunkte aus in einer für beide geltenden Einleitung die Teile ihres Baues kursorisch zu besprechen, die zunächst zu ihrem Verständnis nötig sind, aber darüber hinaus auch zum Verständnis der Huftiere überhaupt oder wenigstens der Huftiere in engerem Sinne mit reduzierter Fingerzahl und mit einer Anordnung des Carpus und Tarsus, die soeben als Diplarthrie beschrieben wurde. Diese Tiere bevölkern in ihren lebenden Vertretern in großer Zahl unsere heutige Erde und sind zweifelsohne für die menschliche Gesellschaft die wichtigsten Säugetiere. Sie entsprechen den Ruminants und Pachyderms G. Cuviers, der aber letzteren Procavia (Hyrax) und die Elefanten zuzählte.

Ihre heutige Verteilung in Perissodactyla und Artiodactyla beruht auf der Erkenntnis der Fußstruktur, zunächst der recenten Vertreter. Entweder geht die Achse der Extremität durch die Mittellinie des III. Fingers,

und eine Sagittalebene durch dieselbe gelegt, teilt diesen Finger in zwei kongruente Hälften: die Extremität ist somit mesaxon. Oder aber die Achse fällt zwischen den III. und IV. Finger, die Extremität ist demnach paraxon.

Die Paraxonia haben fast stets eine paarige Anzahl Finger, stets ruht das Körpergewicht, wenn auch häufig in ungleicher Verteilung, dann doch in der Hauptsache auf dem gleich starken III. und IV. Finger. Die Paarhufer heißen darum auch Paridigitata oder Artiodactyla. Bei den Mesaxonia dagegen ruht das Körpergewicht ausschließlich oder wenigstens überwiegend auf dem III. Finger. Dieser kann der einzig entwickelte sein. Ist die Reduktion nicht so weit gegangen, so ist der III. wenigstens der kräftigste und ist die Zehenzahl mindestens am Hinterfußeine unpaarige. Daher heißen die Mesaxonia gewöhnlich Imparidigitata oder Perissodactyla.

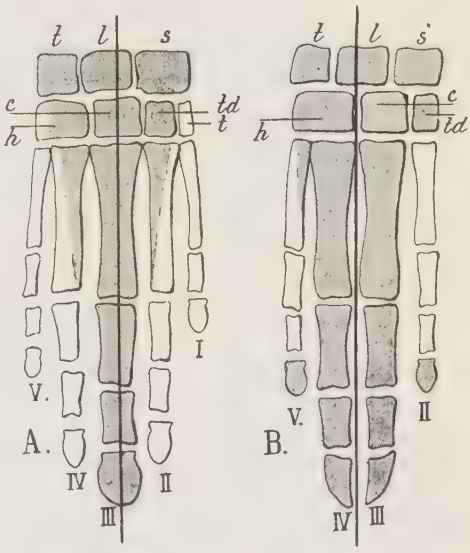


Fig. 258. Diagramm der Knochen der rechten Hand. A eines Perissodaktylen (Pferd), B eines Artiodaktylen (Rind). Die schattierten Teile sind diejenigen, die sich von der ursprünglich fünffingerigen Hand in der definitiven erhalten. Nach Flower. *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *t* Triquetrum; *t* unter *td* Trapezium; *td* Trapezoid; *C* Capitatum; *h* Hamatum. Die Extremitätenachse ist durch die dicke Linie dargestellt.

Zweifelsohne hatten Perisso- und Artiodactyla fünffingerige Vorfahren. Diese gehörten, wenigstens die der Perissodactyla, mit großer Wahrscheinlichkeit unseren +Protungulata, den +Condylarthra im engeren Sinne, an, oder bildeten dann doch wenigstens einen kollateralen Zweig derselben, und zwar nach der einen Ansicht, vermutlich so, daß unter den kretazeischen ancestralen +Protungulata in weiterem Sinne bereits ein perissodaktyler bezüglich ein artiodaktyler Vorfahre gesondert war. Gregory ist der Ansicht, daß die Scheidung der Artiodactyla eine weitergehende ist und daß sie von +Creodonta herzuleiten seien (S. 413). Wie dem auch sei, die Scheidung der Perissodactyla und Artiodactyla hatte bereits im Eocän Platz gegriffen. Trotzdem haben die recenten Formen folgende Charaktere gemeinsam:

Ulna und Fibula sind unvollständig; Carpalia und Tarsalia sind nicht serial angeordnet; das Scaphoid artikuliert mit dem Capitatum; Centrale carpi und Clavicula fehlt. Am Gehirn, das makrosmatisch ist, haben die großen Hemisphären eine Fissura Sylvii, die von wenigstens drei bogigen Windungen eingefaßt wird; die Fissura coronalis und praesylvii ist vorhanden, eine Fissura crucialis fehlt. Analdrüsen fehlen: desgleichen ein Os penis. Die Testes liegen subintegumental und meist in einem Scrotum. Die Placenta ist adeciduat, polykotyledon oder diffus.

Ausführlichere Besprechung erheischt das Gebiß im Hinblick auf die überwältigende große Zahl fossiler Formen. Sie fordern in erster Linie Detailstudium der Backenzähne und dafür eine Nomenklatur, die sich erhebt über die frühere Methode der Beschreibung der Zahnform einer einzelnen Gruppe ohne Vergleichung mit entfernter stehenden. Empfehlung verdient daher die Methode von Cope, Osborn, Scott, Schlosser u. a., welche das phylogenetische Element in die Odontographie trug. Sie kam schon früher bei allgemeinen Fragen des Gebisses zur Sprache (I, S. 246). Ihre Anwendung auf die Ungulata vera muß hier Platz finden, wobei wir abermals in erster Linie der lichtvollen Darstellung Osborns und seiner Schüler folgen. Sie geht aus vom trituberkulären Zahn, dessen drei Höcker: Proto-, Meta- und Paraconus oben eine nach außen offene Triangel (Trigon) und damit den trigonodonten Zahn bilden (s. Fig. 259). Dieser schneidende, sekodonte Zahn entwickelt darauf den Talon als hintere Portion der Zahnkrone.

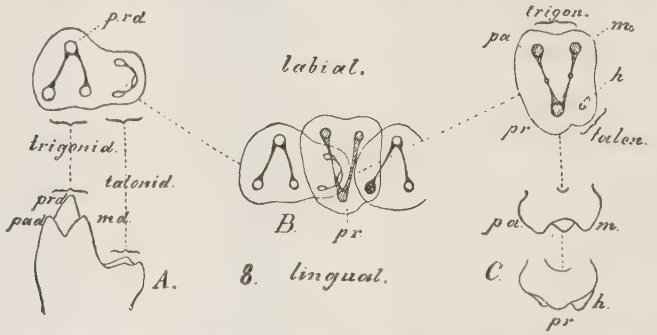


Fig. 259. Tuberkulo-sektorialer unterer Molar (A), oberer Molar (C), beide in gegenseitiger Lage (B). Die primitive Triangel oder vordere Partie der Krone trägt oben (Trigon): Protoconus (*pr*), Paraconus (*pa*), Metaconus (*m*); zwischen *pr* und *pa*: Protoconulus; zwischen *pr* und *m*: Metaconulus; die hintere Partie der Krone oder der Talon hat den Hypoconus (*h*). Unten trägt die Triangel (Trigonid): Protoconid (*prd*), Paraconid (*pad*), Metaconid (*md*); das dahinterliegende Talonid von außen nach innen: Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid. Nach H. F. Osborn.

Auf diesem erhebt sich in den oberen Molaren der Hypoconus. In den unteren besteht die noch immer offene Triangel (Trigonid) aus Protoconid, Paraconid und Metaconid; auf dem Talonid entstehen Hypo- und Entoconid sowie Hypoconulid. Da ferner die oberen Molaren zwischen Meta- und Protoconus, sowie zwischen diesem und dem Paraconus als Zwischenhöcker den Meta- und Protoconulus ausbilden, so liegt damit der tuberkulosektoriale Zahn vor, der bei dieser Ausbildung oben und unten sechs Höcker hat. Entwickelt das Talonid nur einen Höcker, so ist der untere Molar nicht sexi-, sondern quadrituberkulär. Diese Namen verdient die Krone noch mehr, wenn die drei resp. fünf Urhügel des Trigon und Trigonid niedriger und in gleicher Höhe mit dem Talon und Talonid zu liegen kommen.

Damit ist die Grundlage gegeben für den bunodonten Zahn, den Höckerzahn, wie ihn z. B. +Euprotogonia, einer der ältesten Ungulaten, aufweist. Es sind brachydonte Zähne, somit mit Wurzel und kurzer Krone, deren Höcker geeignet sind zum Zerquetschen von Pflanzenteilen. Die weitere Umformung des Ungulatenmolars kann theoretisch hauptsächlich in zweierlei Richtung statthaben (vgl. I, S. 249, Fig. 188).

Gehen wir von dem Trigon der oberen M mit den fünf Urhöckern aus, so kann mit der Verlängerung der Zahnkrone Verschiebung des Metaconulus statthaben, der dann als hinterer Innenhöcker imponiert an Stelle eines fehlenden Hypoconus. Die Zahnkrone hat dann einen Vorderlobus und Hinterlobus. Auf ersterem von außen nach innen: Paraconus, Protoconulus, Protoconus; auf letzterem Metaconus und Metaconulus. Oder aber ein Hypoconus tritt auf, womit der Hinterlobus gleichfalls dreihöckerig wird. In den unteren Molaren verschmilzt Meta- und Paraconid, so daß von der ursprünglichen Triangel (Trigonid) nur eben dieses Verschmelzungsprodukt und der Protoconid auf dem Vorderlobus übrig bleibt; auf dem Hinterlobus aber die mehr sekundären Höcker: Hpyo- und Entoconid.

Dies ist die Grundlage zu weiteren Umformungen. Die Höcker vereinigen sich zu Leisten, Jochen, in der Länge oder Quere der Krone und machen dieselben zu einer lophodonten (zygodonten). Querjoche, wie der Tapir z. B. sie zeigt (s. Fig. 442), heißen Vor- und Nachjoch: Proto- und Metaloph. In den oberen Molaren enden sie außen in einem Längsjoch: dem Ectoloph. Damit entstehen zwischen den beiden Querjochen das vordere Quertal, hinter dem Nachjoch (Metaloph) das hintere Quertal oder die Bucht. Diese Nomenklatur greift mit ihren Präfixen: „Proto- und Meta-“ zurück auf die primitiven Höcker. Die korrespondierenden Elemente im Unterkiefer zeigt das Suffix: -id an, wie die Tabelle auf folgender Seite andeutet, die gleichzeitig die Äquivalenz der Joche und Höcker (Hügel) darlegt.

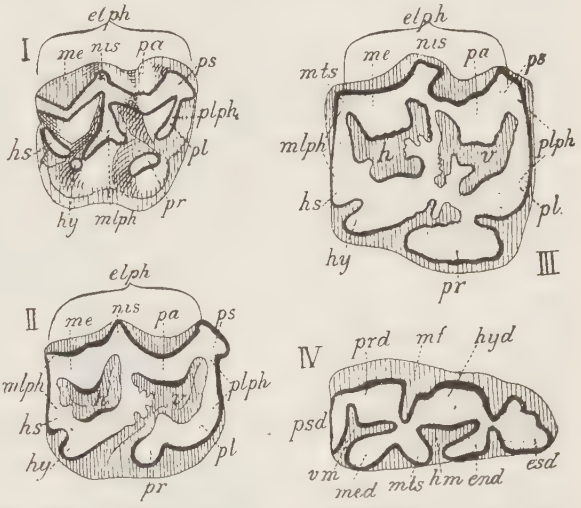


Fig. 260. Oberer Molar I von Anchitherium, II von Merychippus, III oberer, IV unterer Molar vom Pferd. *elph* Ectoloph; *end* Entoconid; *esd* Entostylid; *h* und *hm* Hintermarke; *hs* Hypostyl; *hy* Hypoconus; *hyd* Hypoconid; *md* Metaconid; *me* Metaconus; *mf* Mittelfalte; *mlph* Metaloph; *ms* (in der Figur irrtümlich *nis*) Mesostyl; *mts* Metastyl, *mts* in IV muß *mtsd* Metastylid sein; *pa* Paraconus; *pl* Protoconulus; *plph* Protoloph; *pr* Protoconus; *prd* Protoconid; *ps* Parastyl; *psd* Parastylid; *v* und *vm* Vordermarke. Vgl. Tabelle S. 418.

Anfänglich haben die Querjoche in den oberen Molaren einen geradlinigen Verlauf von der Außenwand (Ectoloph) aus, entsprechend einem liegenden H mit langem Mittelschenkel. Sie machen die Zahnkrone zu einer orthologophodonten [Schlosser]. Sie können dabei oben auch die Zwischenhöcker einbeziehen. In den unteren Molaren aber konstituieren sie sich: vorn aus dem vorderen Außen- und Zwischenhöcker, hinten aus dem hinteren Außen- und Zwischenhöcker.

Terminologie nach H. F. Osborn					Deutsche Terminologie		
Lophodontie		Ursprüngliche Spitzen resp. Höcker			*Lophodontie, Jochzähne*		*Selenolophodontie*
Sexituberkulare	Quadrituberkulare	Spitzen	Bunodontie		Joche	Täler (nach Osborn).	
Oberkiefer: Ectoloph	Ectoloph	Paraconus pa / Metaconus me	Vord. Außenhöcker / Hint. Außenhöcker		Außenwand		Außenwand
Oberkiefer: Protoloph	Protoloph	Protoconus pr / Protoconulus pl	Vord. Innenhöcker / Vord. Zwischenhöcker		Vorjoch (Vorderjoch)		Vorjoch[1])
Oberkiefer: Metaloph	Metaloph	Hypoconus hy / Metaconulus ml	Hint. Innenhöcker / Hint. Zwischenhöcker		Nachjoch (Hinterjoch)	Vorderes Quertal, Praefossette	Vordermarke
							Hinterjoch
						Hinteres Quertal, Postfossette (Bucht)	Hintermarke
Unterkiefer: Metalophid		Protoconid prd / Paraconid pad / Metaconid med	Vord. Außenhöcker / Vord. Innenhöcker / Vord. Zwischenhöcker		Vorjoch (Vorderjoch)		Vorjoch
							Vorderschlinge
Unterkiefer: Hypolophid		Hypoconid hyd / Entoconid end	Hint. Außenhöcker / Hint. Zwischenhöcker		Nachjoch (Hinterjoch)	Vorderes Quertal, Praefossette	Vordermarke
							Hinterjoch
							Hinterschlinge
						Hinteres Quertal, Postfossette	Hintermarke
Unterkiefer: Hypoconulid		Hypoconulid hld	Hint. Innenhöcker		Schlußjoch		
Oberkief.:		Parastyl ps					Eckfalte (Vord. Höhenfalte)
Oberkief.:		Mesostyl ms					Mittelfalte (Mittl. Höhenfalte)
Oberkief.:		Metastyl mts					Hintere Höhenfalte
Oberkief.:		Hypostyl hs					Pfeiler d. Hinterjochs
Unterkief.:		Parastylid psd					
Unterkief.:		Entostylid esd					
Unterkief.:		Metastylid mtsd					Mittelschlinge
Sekundäre Falten		Crochet			Sporn		Sporn
Sekundäre Falten		Anticrochet			Gegensporn		
Sekundäre Falten		Crista			Kamm		

1) Der Protoconus wird auch als Pfeiler des Vorderjochs unterschieden. Die Initialen hinter den Osbornschen Namen sind gebräuchliche Abkürzungen.

Weitere Ausdehnung der Querjoche kann nur durch deren Biegung statthaben, und zwar so, daß auf den oberen Molaren die Konkavität nach hinten und außen, auf den unteren nach vorn sieht. Setzt sich diese Biegung fort, bis daß Verschmelzung eintritt, so bildet der Schmelz eine ω-förmige Figur. Das vordere und hintere Quertal werden damit zu „Marken" abgeschlossen. Unten kommt es nicht zu völligem Abschluß derselben, woraus die sogenannten falschen Marken des Pferdes resultieren. Dies ist der Weg, den die Perissodactyla gingen: bunodont, ortholophodont, selenolophodont (Fig. 260).

Die Artiodactyla bilden eine zweite Reihe, die gleichfalls mit bunodonten Molaren anhebt. Die vier Höcker nehmen oben durch divergierende Leisten eine V-Form an, deren Öffnung nach außen sieht (bunolophodont). Durch weitere Abrundung entstehen daraus vier Halbmonde mit nach außen gerichteter Konkavität (I, Fig. 186). In diesen selenodonten Zähnen können die äußeren Halbmonde zusammenstoßen und damit die sogenannte Außenwand bilden. Auch Ausdehnung der inneren Halbmonde kann statthaben, so daß sie gebogene Marken einschließen. Auf den unteren Molaren werden wenigstens die äußeren Höcker /\- oder halbmondförmig, mit der Öffnung nach innen. Auch die inneren Höcker können diese Form annehmen (tetra-selenodont) oder zusammenstoßen und eine sogenannte Innenwand darstellen.

Abgesehen von ungleichem Wuchs der Höcker oder deren Verschiebung — lauter wichtige Detailpunkte, worüber die Spezialliteratur berichtet —, treten weitere Komplikationen dadurch auf, daß neue periphere Höcker entstehen. Diese gehen hauptsächlich vom ursprünglichen Cingulum (Basalwulst), an der Basis der Krone, aus. Diese Styli (Paraconi, Randgipfel, Schlingen) vergrößern die Kaufläche bei Artio- und Perissodactyla und erhalten ihr spezifizierendes Präfix je nach ihrer Lage (s. Tabelle S. 418). Hierzu oder unabhängig daneben kann Faltung der Hügel und Joche (Lophi) durch deren Asymmetrie eintreten. Hierdurch treten, namentlich auf der bereits abgenutzten Kaufläche, systematisch wichtige Vorsprünge auf, wie: Crista (Kamm), Sporn (Crochet), Gegensporn (Anticrochet) auf den Rhinocerosmolaren und dazwischen Täler, Gruben (Fossetten) (vgl. Fig. 443).

Hat, namentlich bei Höhenzunahme der Zahnkrone (Hypselodontie), wie bei zeitlich jüngeren Perisso- und Artiodactyla, gleichzeitig Ablagerung von Zement auf der Zahnkrone statt, so werden die Gruben und Marken mit diesem Material gefüllt, und es entstehen die Zementinseln zwischen den Schmelzfalten (Fig. 261). Damit ist der plicidente Zahn der Equiden z. B. entstanden, in seiner Faltung kompliziert durch die hohe Ausbildung der säulenförmigen „Styli", die durch ihren prismatischen Bau Anlaß gaben, die Backenzähne auch „prismatische" zu nennen. Sie sind hypselodont, erhalten erst spät kurze, geschlossene Wurzeln, so daß diese letzte Spezialisation des Ungulatenzahnes ihn einem permanent wachsenden nähert: ein Zustand, den aber bereits die frühtertiären + Toxodontia erlangten.

Über die Terminologie der Ungulatenzähne soll die Tabelle auf S. 418 eine Übersicht geben.

Trotz der Beschränkung, die ein Lehrbuch auferlegt, darf hier aber eine andere Auffassung über die Bestandteile der Zahnkrone nicht verschwiegen werden wegen der Bedeutung ihrer Vertreter. Bereits 1873 beschrieb Forsyth Major die Außenwand der Molaren, zunächst der Ungu-

laten, als aus sechs Spitzen aufgebaut. Durch gegenseitige Verbindung können sie eine W-Form annehmen oder durch andere Anordnung die Verschiedenheit der Kaufläche hervorrufen. Gleicher Auffassung begegnen wir bei Winge in seiner in Bd. I, S. 245 erörterten Theorie über die Bildungsweise der Backenzähne. Auf den ursprünglicheren dreispitzigen folgte der fünfspitzige Zustand, wozu sich schließlich noch eine sechste Spitze hinzugesellen konnte. Sie wurden von vorn nach hinten: $^{1}{}_{4}{}^{2}{}_{5}{}^{3}$ genannt. Nach Winge stellen diese fünf Spitzen auch die Außenwand des Ungulatenzahnes dar; durch Verbindung lieferten sie dessen W-Form. Daraus folgt, daß Höcker 1, 2, 3 — nach Winge die ältesten — dem Para-, Meso- und Metastyl unserer obigen Tabelle entsprechen, die nach Osborns System jüngere Elemente sind. Höcker 4 und 5 entspricht dem Para- und Metaconus, Höcker 6, nach Winge ein jüngster Erwerb der Zahnkrone, dem Protoconus. Daraus erhellt der fundamentale Unterschied der Auffassung gegenüber der in der Tabelle (S. 418) entwickelten, die einstweilen noch die Bestätigung durch die Ontogenie zur Seite hat.

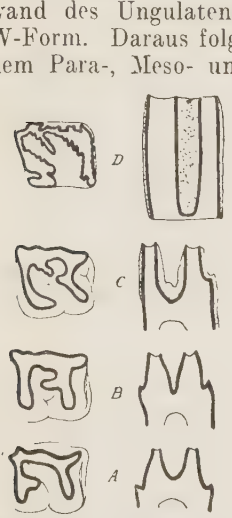


Fig. 261. Diagramme verschiedener Stufen von Hypselodontie und Zementablagerung oberer Molaren, von der Kaufläche und im Längsschnitt gesehen. A Aceratherium lemanense; B Rhinoceros pachygnathus; C Rhin. antiquitatis; D Elasmotherium sibiricum. Nach Gaudry und Boule. Dentin weiß, Zement punktiert, Schmelz durch schwarze Linie dargestellt.

Das ursprüngliche Gebiß der Ungulata hatte die Formel $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$, es bildete eine geschlossene Reihe, ohne Diastem, und wurde vollständig gewechselt, so daß für das Milchgebiß die Formel $id\frac{3}{3}\ cd\frac{1}{1}\ pd\frac{4}{4}$ gilt. Hierin trat aber offenbar sehr früh eine Änderung ein, insofern als der 1. Prämolar nur einmal zur Anlage kommt. Was für die Monodelphia im allgemeinen gilt, daß die Bedeutung von P 1 zweifelhaft ist, gilt in besonderem Maße für die Ungulata: die Frage nämlich, ob er dem Milchgebiß angehöre und nur erst spät auftrete oder aber dem Ersatzgebiß. In letzterem Falle wäre sein Vorgänger verloren gegangen und er selbst auch auf dem Wege der Rückbildung. Für letztere spricht seine Neigung, früh auszufallen oder ganz zu fehlen. Das steht jedenfalls fest: gehört er dem Milchgebiß an, so erscheint er spät; ist er dagegen ein Glied des Ersatzgebisses, so tritt er früh auf, häufig zugleich mit M 1. Das Gesagte, das bei den Perissodactyla, nach den letzten Erörterungen von Stehlin, abermals besprochen werden soll, bezieht sich auf den oberen P 1, es gilt aber auch für den unteren, nur daß hier die Reduktion, die offenbar vorliegt, in welchem Sinne man auch die Frage entscheiden mag, bereits weiter vorgeschritten ist.

Im übrigen können die Prämolaren zweierlei Wege einschlagen. Entweder sie wahren ihren von den Molaren verschiedenen Charakter oder sie nähern sich diesen, sie werden molariform. Ihre Höcker erhielten durch Scott eine eigene mit der der Molaren korrespondierende Nomenklatur (I, S. 254). Im Falle der Molarisierung streben also die Backenzähne der Homodontie zu. Diese Änderung der Prämolaren beginnt beim letzten und schreitet nach vorn fort, während Umformung der Molaren

am ersten beginnt und dann nach hinten sich fortsetzt. Diese Regel Schlossers ist keine durchgreifende, trifft aber für viele Fälle zu.

Mit Verlängerung der Kiefer, auch wohl durch Ausfall von Prämolaren oder Vergrößerung der Canini, verliert sich das Geschlossensein der Zahnreihe. Zahnlose Stellen, Diasteme, treten auf; entweder zwischen den Backenzähnen und den Canini, wobei letzterer — namentlich der untere — den Incisivi sich anschließen kann; oder der C oder einer der P kommt isoliert im Diastem zu liegen. Vielfach hat der Eckzahn Neigung auszufallen oder, den I sich anschließend, deren Form anzunehmen. Anderwärts kann er wurzellos, permanent wachsend und von großem Ausmaß werden. Seltener nehmen die Incisivi oder einzelne derselben diesen Charakter dauernd oder vorübergehend an.

Wir verteilen die zahlreichen lebenden und erloschenen Huftiere, die nach Gestalt und Lebensweise weit auseinandergehen, denen aber die Gepflogenheit, ausschließlich von Pflanzennahrung zu leben einen gemeinsamen Charakter aufdrückt, über zahlreiche Familien, von denen wir annehmen dürfen, daß sie schon in der Oberkreide aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgingen. Diese Annahme findet ihren Ausdruck in ihrer Vereinigung zu einer Überordnung der Ungulata. In ihr unterscheiden wir eine Anzahl Stämme, die bereits früh auseinandergingen und, sich differenzierend, ihren eigenen Weg gingen, auf dem zahlreiche Angehörige nach kürzerer oder längerer Lebensdauer erloschen, andere bis zum heutigen Tage sich erhielten in verschiedenen Stufen des Auf- oder Niederganges. Um diese Selbständigkeit zum Ausdruck zu bringen, geben wir den Stämmen den Wert von Ordnungen und erkennen darin wieder, mit mehr oder weniger großer Sicherheit, entsprechend unserem vielfach unzulänglichen Wissen, Unterordnungen zur Aufnahme der zahlreichen Familien. Ein Versuch, die 5 Ordnungen, in die wir in diesem Buche die Ungulaten verteilen, durch kurzgefaßte Differentialdiagnosen zu charakterisieren, bleibt unbefriedigend. Da es sich größtenteils um vorzeitliche Säugetiere handelt, konnte dafür nur das Skelet und Gebiß in Anwendung gebracht werden. Überdies umfassen manche dieser Ordnungen Vertreter vom Eocän ab bis zum heutigen Tage. Sie erfuhren dementsprechend Wandlungen in ihrem Körperbau, die schwierig in wenigen Worten darzulegen sind, da sie einer Kombination von Merkmalen ihre Kennzeichen entlehnen. Andere Ordnungen wieder waren von kurzer Lebensdauer und sind zur Zeit nur erst in wenig genügenden Resten bekannt.

Dies möge beachtet werden bei den nachfolgenden Diagnosen unserer fünf Ordnungen. Über deren weitere Unterverteilung bis zu den Familien gibt die Tabelle auf S. 426 eine Übersicht. Weiteres ist den Besprechungen der Ordnungen selbst zu entnehmen.

1. Ordnung: Subungulata.

Mittelgroße, ursprünglich plantigrade Pflanzenfresser, die sich meist zu bedeutender Körpergröße entwickelten mit dementsprechend säulenförmig hohen Extremitäten, Überwiegen der Ulna über den Radius und schließlicher Umbildung der digitigraden oder wenigstens semidigitigraden Extremitäten zu „Klumpfüßen“, Clavicula und Foramen entepicondyloideum

fehlen stets; Trochanter tertius nur ausnahmsweise angedeutet. Carpus und Tarsus serial oder abgeschwächt alternierend, ein freies Centrale carpi kann zuweilen auftreten. Der anfänglich gestreckte, niedrige Schädel mit Scheitelkamm, breiter Occipitalgegend und vorspringenden Condylen erfährt auffallende Umbildung durch Hornzapfen oder aber in verschiedener Weise in seinem Schnauzenteil und in der Lage der Nasenlöcher durch Vergrößerung eines vorderen Incisivenpaares, die zur Ausbildung von Stoßzähnen und Rückbildung der übrigen I und der C führen kann. Das ursprüngliche Gebiß ist sonst $\frac{3.\ 1.}{3.\ 1.}\frac{4.\ 3}{4.\ 3}$. Die anfänglich quadratischen, quadrituberkulären, bunodonten Zähne bilden sich in der weiteren Phylogenese zu komplizierten Gebilden um; die P werden molariform und schließlich nimmt das Gebiß einen monophyodonten Charakter an. Die Pentadaktylie von Hand und Fuß reduziert sich nur ausnahmsweise für erstere auf vier, für letzteren auf drei Digiti. Sie sind mesaxon durch Überwiegen von Digitus III. Nagelbekleidung mehr oder weniger in Form halbmondförmig gebogener Nägel, welche die Nagelphalangen von oben decken. Nur in einer Unterordnung verbindet sich mit anderweitiger Anpassung an das Wasserleben Rückbildung der hinteren Extremitäten und Umformung der vorderen zu Flossen.

2. Ordnung: +Notoungulata.

Kleine bis elefantengroße, ganz überwiegend von Süd-Amerika, neuerdings auch aus der Oberkreide (?) der Mongolei bekannte ausgestorbene planti- bis semidigitigrade Pflanzenfresser. Schädel nagerähnlich, niedrig; selten mit Scheitelkamm; mit breiter, flacher Stirn, starkem, bis zur breiten Occipitalgegend verlängertem Jochbogen. Nach Art der Artiodactyla liefert das Tympanicum den Boden einer, zuweilen aufgeblähten Bulla ossea und den Boden des langen Gehörganges; an ihm beteiligt sich das Squamosum, welches das Mastoid bedeckt. Orbita in weiter Verbindung mit Temporalgrube. Nasenöffnung mehr oder weniger endständig, von breiten, ausnahmsweise kurzen Nasalia überwölbt. Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius vorhanden; der stärkere Radius von der Ulna getrennt, Carpus alternierend, Centrale fehlt. Fibula meist selbständig, artikuliert stets mit Calcaneus; Talus mit konvexem Naviculargelenk und schmaler Trochlea; Metapodien ursprünglich 5, zuweilen auf 3 reduziert, mit Leitkielen nur auf Hinterseite. Nagelphalangen vorn abgeplattete Krallen, bald breite Hufe oder gespaltene Klauen. Gebiß meist vollständig $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ mit Neigung der von vorn nach hinten komprimierten hinteren I zu Vergrößerung, was zu Reduktion der übrigen und von C führt. M brachydont bis hypselodont, stets lophodont; oben mit langem Ectoloph, schräg nach hinten gerichtetem Protoloph und kurzem, geraden Metaloph, die in das trennende Tal Schmelzfalten senden; auch ein drittes Querjoch kann auftreten; untere M mit 2 ungleichen Halbmonden und 2 Innenpfeilern.

3. Ordnung: +Pyrotheria.

Elefantenartige, im Oligocän erloschene südamerikanische Pflanzenfresser. Schädel lang, schmal mit stark geknickter kraniofacialer Achse, so daß an den horizontalen Schnauzenteil sich der Hirnteil schräg auf-

gerichtet anschließt. Nasengänge fast vertikal mit nach hinten verlagerten Nasenlöchern, woran sich wohl ein Rüssel anschloß. Die kleine Orbita mit der Temporalgrube vereinigt. Ein hohes Jugale, das bis zur sehr kleinen aber tiefen Cavitas gleneoidea reicht, bildet den größten Teil des steil aufgerichteten Jochbogens, dessen maxillarer Teil von einem weiten Foramen infraorbitale durchbohrt wird. Condyli hochgelegen, stark vorspringend. Schädelhöhle sehr klein, seitlich von Luftzellen umgeben. Unterkiefer beeinflußt durch die Stoßzähne. Extremitäten kurz, massiv, säulenförmig, vermutlich pentadaktyl; das obere Segment weit länger als das untere. In der kürzeren vorderen Extremität ist der sehr breite Humerus craniokaudal komprimiert; Radius und Ulna meist verwachsen. Trochanter tertius fehlt; Fibula auffallend stark; Talus stark flach gedrückt, mit abgerundeter navicularer Gelenkfläche. Gebiß $\frac{2\,0\,3\,3}{1\,0\,2\,3}$; obere I sind schräg abwärts gerichtete Stoßzähne, der vorderste der kleinste; der einzige untere Stoßzahn jederseits fast horizontal mit longitudinalem Schmelzband. P, mit Ausnahme des vordersten, wie die M mit 2 hohen Querleisten, die, wenn noch nicht abgerieben, eine Reihe perlförmiger Tuberkel tragen.

4. Ordnung: Artiodactyla.

Mittelgroße bis große herbivore, seltener omnivore Tiere mit gestrecktem Schädel, meist ohne Sagittalcrista; mit Neigung zu Pneumatisierung desselben und zu Knickung seiner basicranialen Achse zwischen Vomer und Sphenoid, womit sich vereinigt Ausdehnung der Frontalia nach hinten und Verlagerung seines parietalen und occipitalen Teiles. Nasalia nach hinten nicht oder kaum verbreitert. Orbita von der Temporalgrube höchstens durch einen oberflächlichen Orbitalring geschieden oder die denselben bildenden Proc. orbitales des meist schmalen Jugale und des Frontale sind getrennt. Lacrymale entweder im facialen und orbitalen Teil gleich groß oder ersterer nimmt in Ausmaß zu, entsprechend der Zunahme der Backenzähne oder mit Ausbildung frontaler Hörner oder Geweihe. In seiner Nähe kann eine Ethmoidallücke sich bilden in Zusammenhang mit obengenannter Schädelknickung. Petrosum klein, meist frei. Tympanicum gewöhnlich zu einer länglichen Bulla aufgebläht, an der sich nur ausnahmsweise ein Entotympanicum beteiligt. Das Tympanicum liefert meist einen langen knöchernen Gehörgang. Vielfach ist das Mastoid von der Schädeloberfläche ausgeschlossen. Gewöhnlich 6 Riechwülste. Ein Alisphenoidkanal fehlt. 19 thorako-lumbale Wirbel. Processus odontoideus epistrophei konisch oder hohlmeißel-förmig. Aus ursprünglich pentadaktyler, plantigrader Fußform entstand wohl eine tetradaktyle mit Überwiegen von Digitus III über Digitus IV, aber unter Gleichheit der Seitenfinger. Darauf folgt die Stufe von nur 4 oder 2 Digiti, von denen der III. und IV., die das Körpergewicht tragen, als kongruente Gebilde jederseits neben der Extremitätenachse, also paraxon, liegen und meist unguligrad, weit seltener digitigrad sind. Die Seitenfinger bleiben mit zunehmender Streckung der Metapodien im Wachstum zurück bis zu verschiedenen Stufen des Schwundes. Dies kann zu Verschmelzung der mittleren Metapodien führen. Hierbei erfuhren Carpus und Tarsus Verlagerung, Verschmelzung oder Schwund einzelner Knochenstücke, die Ulna unterlag Rückbildung und Verschmelzung mit dem Radius. Ähnlich die Fibula, die, oder wenigstens ihr Rest, mit dem Calcaneus artikuliert. Talus ge-

furcht, mit tief ausgehöhlter proximaler Gelenkrolle für die Tibia und einer distalen Gelenkrolle mit medialer und lateraler Gelenkfläche für Naviculare und Cuboid und einer dritten für den Calcaneus. Ein Trochanter tertius fehlt; desgleichen, wenigstens bei den recenten Formen, ein Foramen entepicondyloideum. Gebiß heterodont und diphyodont, ursprünglich $\frac{3\ 1\ 4\ 3}{3\ 1\ 4\ 3}$, geschlossen, mit brachyodonten, trituberkulären Zähnen mit geschlossenen Wurzeln und ohne Zementbedeckung. Diese werden auf 3 verschiedenen Wegen quadratisch, bunodont, bunoselenodont oder selenodont. Von hier aus kann das Gebiß Reduktion erfahren durch Ausfall der oberen I und C, während letzterer im Unterkiefer incisiform wird; ferner hat Änderung der Backenzähne statt, die hypselodont, schließlich prismatisch werden.

5. Ordnung: Mesaxonia.

Meist herbivore Tiere, die große, schlanke oder plumpe Körpergestalt erreichen. Der langgestreckte Schädel verbindet anfänglich Merkmale der Insectivora mit denen primitiver Perissodactyla; er ist niedrig mit fast horizontaler Profillinie und einem Sagittalkamm. Die ursprünglich in der Schädelmitte gelegene Orbita ist in weiter Verbindung mit der Temporalgrube. Sie kann davon geschieden werden durch die Knochenbrücke der verbundenen Processus orbitales des Frontale und des weit nach vorne reichenden Squamosum, das hauptsächlich den Jochbogen bildet. Der faciale Teil des Lacrymale ist vielfach so groß, daß er Frontale und Maxillare trennt und das Nasale berührt. Pterygoidea klein, eine Fossa pterygoidea fehlt; Alisphenoidkanal vorhanden. Mastoid eingeklemmt zwischen Proc. posttympanicus und paroccipitalis, so daß es unsichtbar werden kann. Meist liefert das Tympanicum außer dem äußeren Gehörgang nur die laterale, ein Entotympanicum oder das Petrosum die mediale Wand der kleinen Bulla. Die untiefe Cavitas glenoidea ist querverbreitert, von vorn nach hinten kurz mit hohem Proc. postglenoideus. Basicraniale Achse nicht geknickt. Der Schädel kann stark pneumatisiert sein. Die Nasenlöcher haben Neigung zur Verlagerung frontalwärts mit dementsprechender Umbildung der Nasalia und der Nasenhöhlen. Thorako-lumbale Wirbel 22 oder mehr. Halswirbel opisthocoel. Das Foramen entepicondyloideum geht phylogenetisch verloren. Der Trochanter tertius stets vorhanden. Die ursprünglich pentadaktylen Gliedmaßen mit fast serialem Carpus und einem Talus mit tief ausgehöhlter tibialer Gelenkrolle und verlängertem Hals, dessen abgeflachte Gelenkfläche ausgedehnt mit dem Naviculare artikuliert; Foram. tali vorhanden, Artikulation mit dem Cuboid nur seitlich. Nagelphalangen entweder noch krallenähnlich oder meist bereits hufähnlich dorso-ventral abgeplattet. Abgesehen von Fällen, in denen ersterer Zustand sich erhält oder sekundär adapti sich ausbildet, entwickelt sich sonst die Hufform progressiv weiter mit steigendem Überwiegen des III. Digitus, durch den die Extremitätenachse, somit mesaxon, hindurchgeht. Gleichzeitig hat Rückgang statt der übrigen Digiti, von denen schließlich nur Reste des II. und IV. als „Griffelbeine" bestehen bleiben. Damit hat Verschiebung der Knochenstücke im Carpus und Tarsus statt, schließlich Schwund einzelner und Verlängerung der Metapodien. Die Ulna kann in ihrem Mittelstück verkümmern und mit dem Radius verwachsen. Ähnlich die Fibula, die aber fast nie mit dem Calcaneus

artikuliert. Das heterodonte, diphyodonte Gebiß: $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3.\ 1.\ 4.\ 3}$ zeigt früh ein Diastem zwischen I und P und hat ursprünglich brachyodonte Zähne, deren 3 Haupthöcker im Dreieck stehen, unten ist das Trigonid durch ein Talonid verstärkt. Weiterhin entsteht in den oberen Backenzähnen aus dem Cingulum ein Hypoconus und erhöht sich die primitive Fünfzahl der Höcker zu sexituberkulären bunodonten Zähnen. Sie werden orthologophodont, bunoselenodont, schließlich selenolophodont und hypselodont mit erst spät sich schließenden Wurzeln und starker Emailfaltung. Ausnahmsweise (Rhinocerotidae) erfahren die I und der obere C verschiedengradige Rückbildung.

Die weitere Verteilung der Ungulata findet sich auf S. 426.

XII. Ordnung: Subungulata.

Die Einleitung zu der Überfamilie der Ungulata schloß auf S. 426 mit einer tabellarischen Übersicht über die systematische Anordnung der fünf Ordnungen, in die wir die Ungulata zerlegten. Dieselben fanden auf S. 421—425 eine kurze Charakterisierung nach ihren osteologischen und odontologischen Merkmalen.

Dorthin sei verwiesen bezüglich der Charaktere der Subungulata, die uns zunächst beschäftigen werden. Auf S. 411 fand auch die Wahl des Namens der Ordnung ihre Erklärung. Was endlich Anlaß gab zur Zusammenfassung der vier Unterordnungen, die ihren Inhalt bilden, wird sich aus der weiteren Besprechung derselben ergeben. Es sind außer der erloschenen Unterordnung der † Embrithopoda, die drei Unterordnungen der Hyracoidea, Proboscidea und Sirenia, die noch in unserer heutigen Fauna, und zwar der Hauptsache nach in der Alten Welt, durch wenig zahlreiche Gattungen und Arten vertreten sind, vorzeitlich aber einer weit besseren Ausbildung und einer fast weltweiten Verbreitung sich erfreuten; vermutlich aber der Hauptsache nach in Nord-Afrika ihren Ursprung nahmen.

Die nachfolgende Tabelle gibt eine Übersicht über ihre systematische Anordnung.

Systematische Übersicht über die Familien der Subungulata.

XII. Ordnung: **Subungulata**	**1. Unterordnung Hyracoidea**	Hyracidae † Saghatheriidae
	2. Unterordnung † Embrithopoda	† Arsinoitheriidae
	3. Unterordnung Proboscidea	† Moeritheriidae † Barytheriidae † Dinotheriidae † Mastodontidae Elephantidae
	4. Unterordnung Sirenia	Manatidae Halicoridae † Rhytinidae

I. Unterordnung: Hyracoidea.

Unter diesem Namen, der dem obsolet gewordenen Gattungsnamen *Hyrax* Hermann entlehnt ist, vereinigt man eine in der recenten Fauna

Systematische Anordnung der fünf Ordnungen der Ungulata sowie ihrer Unterordnungen und Familien.

- **XII. (1.) Ordnung: Subungulata**
  - 1. Unterordnung: **Hyracoidea** — Hyracidae; +Saghatheriidae
  - 2. Unterordnung: **+Embrithopoda** — +Arsinotheriidae
  - 3. Unterordnung: **Proboscidea** — +Moeritheriidae; +Barytheriidae; +Dinotheriidae; +Mastodontida.; Elephantidae
  - 4. Unterordnung: **Sirenia** — Manatidae; Halicoridae; +Rhytinidae
- **XIII. (2.) Ordnung: +Notoungulata**
  - 1. Unterordnung: **+Typotheria** — +Notopithecidae; +Interatheriidae; +Hegetotheriidae; +Typotheriidae
  - 2. Unterordnung: **+Toxodontia** — +Acoelodidae; +Notohippidae; +Nesodontidae; +Toxodontidae
  - 3. Unterordnung: **+Entelonychia** — +Arctostylopidae; +Notostylopidae; +Isotemnidae; +Leontiniidae; +Homalodontheriidae
  - 4. Unterordnung: **+Astrapotherioidea** — +Trigonostylopidae; +Astrapotheriidae
- **XIV. (3.) Ordnung: +Pyrotheria** — +Pyrotheriidae
- **XV. (4.) Ordnung: Artiodactyla (Paraxonia)**
  - 1. Unterordnung: **+Bunoselenodontia** — +Anthracotheriidae; +Anoplotheriidae
  - 2. Unterordnung: **Neobunodontia** — Suidae; Hippopotamidae
  - 3. Unterordnung: **Selenodontia (Ruminantia)**
    - 1. Überfam.: *Tylopoda* — Camelidae
    - 2. Überfam.: *Traguloidea* — Tragulidae; +Gelocidae
    - 3. Überfam.: *Pecora* — Cervidae; Bovidae; Giraffidae
    - +Hypertragulidae
    - +Oreodontidae
    - +Xiphodontidae
  - 4. Unterordnung: **+Hypoconifera** — +Dichobunidae; +Elotheriidae
  - 5. Unterordnung: **+Caenotherioidea** — +Caenotheriidae
- **XVI. (5.) Ordnung: Mesaxonia**
  - 1. Unterordnung: **+Protungulata** — +Mioclaenidae; +Hyopsodontidae; +Phenacodontidae; +Meniscotheriidae; +Pleuraspidotheriidae
  - 2. Unterordnung: **Perissodactyla**
    - 1. Überfam.: *Tapiroidea* — Tapiridae; +Lophiodontidae
    - 2. Überfam.: *Rhinocerotoidea* — +Hyracodontidae; +Amynodontidae; Rhinocerotidae; +Elasmotheriidae; +Baluchitheriidae
    - 3. Überfam.: *Hippoidea* — +Palaeohippidae; Equidae
    - 4. Überfam.: +*Titanotherioidea* — +Palaeosyopidae; +Titanotheriidae
  - 3. Unterordnung: **+Ancylopoda** — +Chalicotheriidae
  - 4. Unterordnung: **+Amblypoda** — +Periptychidae; +Pantolambdidae; +Coryphodontidae; +Dinoceratidae
  - 5. Unterordnung: **+Litopterna** — +Bunolitopternidae; +Macraucheniidae; +Proterotheriidae

geringe Anzahl kleiner Pflanzenfresser, ausgezeichnet durch adaptive, aber mehr noch durch zahlreiche primitive Merkmale, die zum Teil einzig dastehen, in Hauptsache jedoch auf den Ungulatenstamm hinweisen. Diese Beziehungen zu primitiven Ungulaten sind deutlicher geworden, seitdem die letzten Dezennien uns gelehrt haben, daß die heutigen Vertreter Reste sind einer Ordnung, deren Blütezeit nach unserer heutigen Kenntnis im Miocän lag, deren Vorgeschichte aber viel weiter zurückreicht. Während sie anfänglich den Rodentia angefügt wurden, in erster Linie wegen oberflächlicher Ähnlichkeit ihrer oberen Schneidezähne mit Nagezähnen, erkannte bereits G. Cuvier die Übereinstimmung ihrer Backenzähne mit denen von Rhinoceros. Er stellte sie daher zu seinen „Pachydermes", welche Rhinoceros, Tapir, Pferd, Elefant und Schwein umfaßten. Von da ab blieb den Hyracoidea bei der Mehrzahl der Autoren eine Stelle in wechselnder Nähe der Perissodactyla, wobei sie vielfach zu der Ordnung Lamnungia Illiger erhoben wurden. Cope brachte sie, zusammen mit den Elefanten, als Subungulata in Gegensatz zu den Ungulata vera. Beide diese Ordnungsnamen weisen auf das abweichende im Bau der Nagelbekleidung von Fingern und Zehen bei Tieren, die man den Ungulaten anreihen will.

Der Name Klippschliefer und der dem Holländischen entlehnte Klippdachs deuten auf die Lebensweise dieser zuerst bekannt gewordenen gesellig lebenden Tiere in zerklüftetem felsigen Gebiet, aber auch in ganz vereinzelt liegenden Felskuppen, falls sie ausgedehnt genug sind, um, entsprechend der scheuen Art der Tiere, genügend Fluchtorte zu bieten. Erst später lernte man die baumbewohnenden Arten kennen, die tagsüber sich in Baumhöhlen verbergen und erst gegen Abend auf Äsung gehen. Lönnberg[1]) erklärt die große Variabilität dieser Tiere durch biologische Isolation kleiner Kolonien, die ein isoliertes Fels- oder Waldgebiet bewohnen. Ihre Trennung von anderen Kolonien, durch für sie unüberschreitbares Steppen- oder Buschland, führt zu physiologischer und morphologischer Divergenz und Stabilisierung durch Inzucht von individuellen Variationen.

Den plump gebauten Körper, reichlich von Hasengröße, mit hohem, gebogenem Rücken bedeckt ein dichter Pelz, dessen Haare in Gruppen bis zu 15 angeordnet sind. Meist ungleich in Dicke stehen sie in eigenen Follikeln, können aber unechte Bündel dadurch bilden, daß mehrere Haare in eine Hautgrube eingesenkt sind. Die alveolären Drüsen sind meist klein; tubulöse kommen nur sparsam vor. Außer an den gebräuchlichen Stellen im Gesicht, ragen Tasthaare auch auf den Flanken, auf Brust und Rücken als vereinzelte, steife Haare aus dem Pelz hervor. Von demselben hebt sich ferner ein Fleck von abweichend, und zwar weißlich bis schwarz gefärbten, aufrichtbaren Haaren auf dem Rücken in der Höhe der Lendenwirbel ab. In seiner Mitte findet sich eine ovale nackte Stelle, auf der nach Mollison verzweigte tubulöse, knäuelförmig gewundene Drüsen eine von altersher vermutete Rückendrüse bilden, deren aromatischer Duft, wohl namentlich zur Brunstzeit, eine Rolle spielt und artlich verschiedentlich entwickelt zu sein scheint. Analdrüsen fehlen.

Die Milchdrüsen entleeren sich, je nach der Art, entweder nur durch zwei inguinale Zitzen oder sie erstrecken sich weiter nach vorn und haben außer vier inguinalen auch noch zwei axillare Zitzen.

---

1) E. Lönnberg, Arkiv f. Zoologi, Stockholm 1916, S. 21.

Die Endphalangen der 4 Finger der Hand, die bis zum Nagel häutig verbunden sind, tragen keine eigentlichen Hufe, daher der Name Subungulata, sondern nur breite, halbmondförmig gebogene Nägel, äußerlich denen des Menschen ähnlich, welche das Endglied nur von oben decken und von der Fingerbeere überragt werden. Mikroskopische Untersuchung zeigte mir aber, daß sich an den dorsalen Plattnagel ein Sohlenhorn anschließt, das die Fingerspitze überdeckt und erst ventral in das Epithel des Fingerballens übergeht. Dies gilt auch für die 2 äußeren Zehen des Fußes. Die innere aber ist beweglich und hat einen scharfen Nagel, der die Nagelphalanx umgibt in einer Form, die George mit dem Schneckenhaus von Scaphander lignarius vergleicht. Die zugehörige Nagelphalanx ist — einzig dastehend unter Säugern — der Länge nach bis nahe an ihre Basis gespalten in ein dorsales größeres und ventrales kleineres Stück. Hierdurch wird große Festigkeit des Nagels erzielt, der offenbar zur Pflege des Haares, zum Kratzen usw. dient und dafür die von den übrigen Nägeln durchaus abweichende Form hat. Bezüglich der Nägel überhaupt ist im Auge zu behalten, daß die Hyracoidea plantigrad sind und auf der ganzen Sohlenfläche ruhen, deren Elastizität erhöht wird durch stark entwickelte Sohlenballen. Die Anordnung dieser macht es möglich, daß der aufgesetzte Fuß durch Luftverdünnung sehr fest haftet und das Tier befähigt, an fast senkrechten Felswänden hinaufzuklettern.

Fig. 262. Procavia capensis, nat. Gr.

Der Schädel ist ausgezeichnet durch den massiven Kieferteil gegenüber dem kurzen Schnauzenteil, der seitlich zusammengedrückt ist. Ferner durch die perpendikuläre Hinterhauptsschuppe, an die sich die Parietalia anschließen, die jederseits die Temporalgruben mit einer Temporalleiste begrenzen, welche Leiste als Processus orbitalis sich fortsetzt. Zwischen den Parietalia liegen 1 oder 2 Interparietalia, deren Größe, Form und Selbständigkeit verschieden sich verhält je nach Alter und Art. Die Frontalia bilden das Dach der Orbita und grenzen vorn an die breiten, aber kurzen Nasalia, wodurch sie außer Berührung mit den Intermaxillaria sind. Das Nasale berührt entweder die innere Ecke des Lacrymale, oder ist von diesem kleinen Knochen geschieden, der am inneren Winkel der Orbita zwischen Maxillare und Frontale liegt und hier, ähnlich wie bei Elefant und Rhinoceros, einen Vorsprung bildet. Die Tränenöffnung liegt orbital entweder zwischen Maxillare und Lacrymale oder sie durchbohrt letzteres am Außenrand. Das Maxillare verbindet sich derart mit dem Nasale und Frontale, daß letzteres von der Berührung mit dem Intermaxillare ausgeschlossen ist. Dieser Knochen ist fast rhombisch und umfaßt jeder-

seits den größten Teil des Foramen incisivum, dessen Hinterrand das Maxillare abschließt. Am Gaumen, der bis zum letzten Backenzahn reicht, beteiligt sich wesentlich das Palatinum, das zwischen den Alveolarfortsätzen des Maxillare nach vorn reicht bis in die Nähe der Mitte des 4. Backenzahnes. Die an ihrer Basis dicken Pterygoidea bilden deutliche Pterygoidgruben. Palatinum und Maxillare stellen den Boden der Orbita dar. Nach unten wird diese Höhle durch das Jugale, nach hinten durch dessen Processus orbitalis begrenzt. Letzterer nähert sich oder verbindet sich gar bei anderen Arten mit dem bereits genannten oberen Orbitalfortsatz, der — merkwürdig genug — vom Parietale ausgeht und an dessen Basis nur bei einzelnen Arten auch das Frontale sich beteiligt. Er bildet eventuell einen Orbitalring. Auch das Jugale weicht dadurch vom gewöhnlichen Verhalten ab, daß es die Außenseite der Cavitas glenoidea für das Unterkiefergelenk darstellt. Sie ist in der Quere erweitert und gestattet seitliche Gleitbewegung des Unterkiefers. Hinter ihr liegt ein bedeutender Processus postglenoideus. Das Tympanicum, dessen innerer Rand in seinem vorderen Teil frühzeitig mit dem Petrosum verwachsen ist, ist einesteils aufgetrieben zu einer flaschenförmigen, dünnwandigen Bulla ossea, anderenteils bildet es nach außen von der Verdickung, welche das Trommelfell trägt, einen weiten, kurzen, knöchernen äußeren Gehörgang. Dieser verläuft zwischen Processus postglenoideus und posttympanicus. Letzterer ist häufig für die Pars mastoidea des Petrosum angesehen worden; diese ist aber, wie beim erwachsenen Elefanten und wie bei Rhinoceros, bedeckt. Ein Canalis alisphenoideus ist vorhanden; Foramen lacerum anterius und caroticum sind vereinigt; Foramen rotundum und ovale selbständig; das Foramen opticum durchbohrt das Orbitosphenoid.

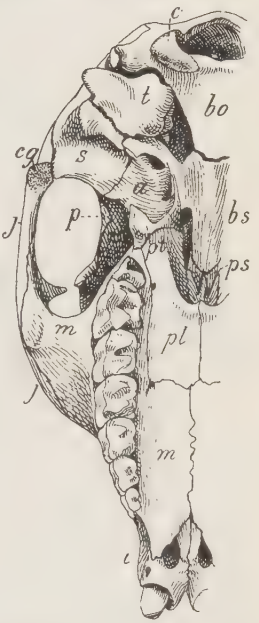


Fig. 263. Procavia capensis, $^1/_1$. Ventralfläche des Schädels. *a* Alisphenoid; *bo* Basioccipitale; *bs* Basisphenoid; *c* Condylus; *cg* Cavitas glenoidea; *i* Intermaxillare; *j* Jugale; *m* Maxillare; *p* Parietale; *pl* Palatinum; *ps* Praesphenoid; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum; *t* Tympanicum.

In der Schädelhöhle fehlen der Sattelgrube die Processus clinoidei posteriores; die Fossa olfactoria ist klein. Trotzdem schließt sich an die schräg gestellte Lamina cribrosa ein umfangreiches Siebbein an, das nach Paulli 4 Endoturbinalia hat mit 5 Riechwülsten, die der Form nach denen der Insectivora sehr ähnlich sind. Außerdem sind 4 Ectoturbinalia vorhanden und ein einfach eingerolltes Nasoturbinale. Hinter diesem tritt das gleichfalls einfach eingerollte Maxilloturbinale bedeutend zurück. Die Pneumatisierung des Maxillare, Nasale, Frontale, Lacrymale geht von einer Öffnung aus unter dem Nasoturbinale.

Wiederholt wurde vom Unterkiefer die Ähnlichkeit seines hinter der Zahnreihe gelegenen Teiles mit dem der Perissodactyla hervorgehoben. Derselbe zeichnet sich durch Breite und Höhe aus, wogegen namentlich der symphysiale Teil äußerst niedrig ist. Unabhängig vom Alveolarkanal, der in

gewohnter Weise in der Höhe der Zahnwurzeln, an der Innenseite, sich in den Unterkiefer begiebt, um in der Kinngegend mit bis zu drei Foramina zutage zu treten, wird die verbreiterte Basis des Processus coronoideus durch einen weiten Kanal durchbohrt für den Durchtritt von Nerv und Gefäß, die, wie bereits J. F. Brandt aussprach, wohl denen des Alveolarkanals angehören. Der Condylus mandibulae ist quer verlängert (Fig. 265), wobei er nach innen sich verschmälert; er gestattet also seitliche Exkursion des sich auf- abwärts bewegenden Unterkiefers (vgl. S. 438). Trotzdem ist die Abreibung der Molaren eine langsame, da in der Hauptsache nur weiche Pflanzenteile genossen werden. Bei recenten Arten fehlt jede Andeutung zur Erklärung der weiter unten von ausgestorbenen Arten beschriebenen (Fig. 270) umfangreichen Grube an der Innenwand des Unterkiefers unterhalb der Molaren.

Das Zungenbein ist ganz abweichend gebaut. Sein Körper bildet eine nur zentral verknöcherte Knorpelplatte, mit der sich jederseits durch breite Basis das Hypohyale verbindet. Die beiden Hypohyalia sind lange, stabförmige, dorsalwärts konvergierende Knochen, deren knorpelige Spitzen sich vereinigen und so einen Stützapparat für die Zunge darstellen, der einem paarigen Os entoglossum funktionell entspricht, auch von George als solches aufgefaßt wurde. Diesem Zungenbeinbogen gehört als cranialer Teil, der aber mit dem übrigen Hyoid nicht ligamentös verbunden ist und opisthotrematisch liegt, ein Tympanohyale an. Ihm liegt ein „Processus styloideus“ an, der aber nach van Kampen erst spät oder gar nur individuell verknöchern kann: zunächst in einen oberen Knochenkern, ein zweifelloses Stylohyale, und in ein unteres Knöchelchen, das als rudimentäres Ceratohyale zu deuten wäre. Das hintere Horn wird vertreten durch einen hinteren Fortsatz der genannten Knorpelplatte, der ligamentös mit dem Schildknorpel sich verbindet und damit als Thyreohyale sich ausweist.

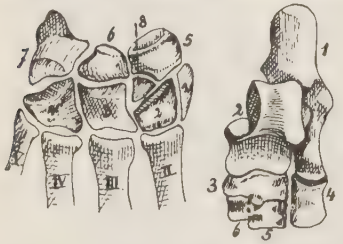


Fig. 264. Procavia capensis. Links, rechte Handwurzel: *1* Trapezium; *2* Trapezoid; *3* Capitatum; *4* Hamatum; *5* Scaphoid; *6* Lunatum; *7* Triquetrum; *8* Centrale; *II—V* 2. bis 5. Metacarpale. Rechts, linke Fußwurzel: *1* Calcaneus; *2* Talus; *3* Naviculare; *4* Cuboid; *5* Ecto-, *6* Mesocuneiforme. Nach Pouchet u. Beauregard.

In der Wirbelsäule fällt die hohe Zahl der Rumpfwirbel auf. Es kommen hier, je nach der Art, im Mittel 20—21 thorakale und 7—9 lumbale Wirbel vor; der 13. ist der antiklinische (diaphragmatische) Wirbel. Von den 5 bis 7 Sakralwirbeln verbinden sich 2 mit dem Ilium.

Im kurzen Schwanz liegt die Wirbelzahl zwischen 4 und 8; er ragt denn auch nicht hervor. Der Processus odontoideus epistrophei ist abgeflacht, konisch. Wie allgemein den recenten Ungulaten, fehlt eine Clavicula, auch hat die Scapula die den Ungulaten eigene, lang-dreieckige Form mit einer Spina, die in ihrer Mitte am höchsten ist und der ein Acromion fehlt. Dem gestreckten Humerus, dem ein Foramen entepicondyloideum abgeht, schließen sich Radius und Ulna gut ausgebildet an. Sie sind fast gleichlang, überkreuzen sich teilweise und ankylosieren nur bei alten Tieren. Die Hand bewahrte den Charakter primitiver, eocäner, plantigrader Ungulata, indem die flachen Carpalia noch serial angeordnet sind, entsprechend dem Schema, das wir für den taxeopoden Zustand auf S. 413 gegeben haben.

Nur die Metacarpalia weisen bereits eine laterale Verschiebung auf. Das Centrale carpi, das unter recenten Ungulaten nur noch bei Elephas vorhanden ist, liegt zwischen Trapezoid, Scaphoid und Lunatum. Namentlich der I. Finger ist stark verkürzt durch Verlust der Phalangen, von denen höchstens noch die erste angedeutet ist durch eine knorpelige Masse; er liegt denn auch unter der Haut verborgen und trägt keinen Nagel. Dies ist nicht der Fall mit dem gleichfalls verkürzten V., der, wie die übrigen, ebenfalls kurzen Finger, 3 Phalangen hat; von diesen Fingern ist der III. nur wenig länger als die beiden übrigen. Durch ihn läuft die Extremitätenachse wie bei den Perissodactyla. Das Becken ist schmal, das Ilium flach; die langen, schlanken Femora haben den Trochanter tertius nur angedeutet. Gewöhnlich ankylosiert die gut ausgebildete Fibula nur proximal mit der Tibia. Sie artikuliert mit dem Talus. Ganz einzigartig besitzt dessen Gelenkfläche für den Malleolus internus der Tibia distal einen stufenförmigen Absatz (Fig. 264, bei 2).

Auch im Fuß finden wir noch den taxeopoden Zustand bewahrt, insofern als der Talus distal ausschließlich auf dem Naviculare ruht, der Calcaneus ausschließlich auf dem Cuboid und das Calcaneo-cuboid-Gelenk zuweilen unter dem Niveau des Talo-navicular-Gelenkes liegt. Im Hinblick auf die Verschiebungen, die der primitive taxeopode Fuß erleidet, um zum Fuße der recenten Ungulaten zu werden, ist es wichtig, daß nach Osborn bei Procavia (Dendrohyrax) arboreus der Talus bereits mit breiter Facette mit dem Cuboid artikuliert, somit nicht mehr taxeopod, sondern diplarthral geworden ist im Sinne von Cope (Fig. 257, S. 414).

Vom Hallux ist keine Spur mehr vorhanden und Metatarsale V ist nur durch einen kleinen Nodulus vertreten, so daß nur 3 Zehen entwickelt sind, von denen die innere (II.) die auf S. 428 genannte gespaltene Nagelphalanx hat. Die Endglieder der übrigen Zehen, ebenso wie die der Finger sind abgeflacht und haben einen verdickten, rauhen oder schief abgestutzten Endrand wie die Nashörner und Elefanten.

Das Gehirn zeichnet sich, mehr noch als durch die Armut an Windungen, durch die große Variabilität seiner Furchen aus, nicht nur artlich oder individuell, sondern auch beiderseits beim selben Tier. Die Fissura rhinalis grenzt ein umfangreiches Rhinencephalon ab. Zwischen ihr und der suprasylvischen Furche, die bis zur rhinalen reichen kann, liegen in der sylvischen Gegend drei in Ausdehnung und Tiefe sehr veränderliche vertikale Furchen, die sich mit einer der obengenannten verbinden können. Die mittlere vertikale Furche entspricht der Fossa Sylvii. Der Sulcus lateralis ist ausgedehnt, der S. coronalis vorhanden. Eine Verbindung des letzteren mit dem Sulcus splenialis, nach Art vieler Ungulaten, kann angedeutet sein, meist aber ist der S. splenialis auf der Dorsalfläche unsichtbar. Die Hemisphären bedecken das Mittelhirn und haben also Merkmale, die auf die Hirnform primitiver Ungulaten deuten.

Das Gehirn ist unbedingt makrosmatisch; dem entspricht auch der Bau des peripheren Geruchsorgans, der oben bereits dargelegt wurde. Ein Jacobsonsches Organ und Stensonsche Gänge sind vorhanden, desgleichen eine umfangreiche Stensonsche Nasendrüse.

Vom Auge ist hervorzuheben, daß die Nickhaut umfangreich ist und eine Hardersche Drüse sich ihr anschließt. Am Außenrande der Orbita liegt die große halbmondförmige Glandula lacrymalis. Bezüglich des Gehörorgans wurde bereits hervorgehoben, daß das Tympanicum eine Bulla

und im erwachsenen Tier den äußeren Gehörgang bildet. Letzterer hat die Gestalt eines knöchernen Halbzylinders, an den das äußere Ohr sich anschließt, dessen abgerundete Muschel aus dem Pelz hervorragt.

Das Cavum tympani schließt die Gehörknöchelchen ein, die nach Doran, noch am ehesten an die des Pferdes erinnern. Dies tut auch die Tuba Eustachii. Ihr pharyngeales Ende ist eine lange Spalte, derartig schräg orientiert, daß die beiderseitigen Spalten sich mit ihrem dorsalen Ende berühren in $\wedge$-förmiger Anordnung. Noch auffälligere Ähnlichkeit mit den Perissodactyla bildet das Diverticulum, der zu einem „Luftsack" ausgestülpten medialen Wand der Eustachischen Röhre. Er wirkt vielleicht als Resonator für die grunzenden und gellenden Töne, welche die lebhaften Hyracoidea ausstoßen (vgl. unten beim Pferd).

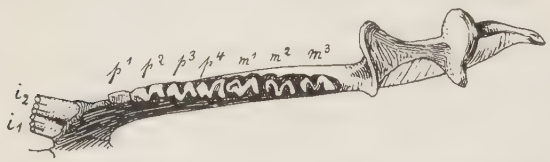


Fig. 265. Rechte Unterkieferhälfte von Procavia capensis, von der Kaufläche aus gesehen.

Das Gebiß, das früher mißverstanden wurde, hat nach neueren Untersuchungen, namentlich von F. Lataste, M. F. Woodward, Adloff und Brauer in der 1. Dentition 3 obere und 3 untere I, sowie Canini, von denen namentlich die unteren sehr klein und rasch hinfällig sind. Nur die oberen erhalten sich eine kurze Zeit in der 2. Dentition, indem sie dem 1. Prämolar dicht anliegen als kleine stiftförmige Zähnchen, die zweiwurzelig sein können. Die Formel des Milchgebisses lautet demnach:

$$\frac{id_1\ id_2\ id_3\ cd\ md_1\ md_2\ md_3\ md_4}{id_1\ id_2\ id_3\ cd\ md_1\ md_2\ md_3\ md_4}.$$

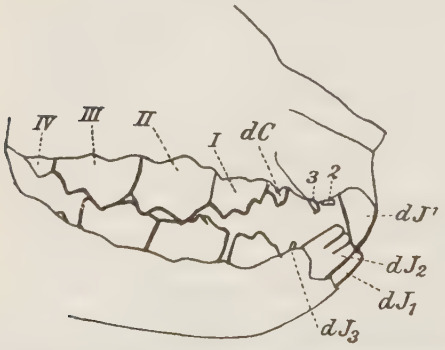


Fig. 266. Milchgebiß von Procavia kamerunensis larae Brauer, juv. Oben und unten die 3 Milchincisivi, der Milchcaninus ist nur oben, nicht unten zum Durchbruch gekommen; *I—IV* Milchmolaren. Nach Brauer.

Im bleibenden Gebiß wird im Zwischenkiefer nur id_1, der im Milchgebiß ein Wurzelzahn war, mit flacher, spatelförmiger Krone, ersetzt durch einen immerwachsenden, halbzirkelförmig gebogenen Zahn, der Anlaß gab, die Hyracoidea den Rodentia zuzurechnen. Er weicht aber vom oberen Schneidezahn der Rodentia darin ab, daß er dreiseitig prismatisch ist und die zwei nach vorn gekehrten Seiten, die sich in einer Längskante treffen, mit Email bedeckt hat. Hierdurch wird das Zahnende im Gebrauch zugespitzt. Die Schärfe dieser Zuspitzung ebenso wie die der Längskante ist nun beim Männchen eine erheblich stärkere als beim Weibchen und bietet somit einen Sexualcharakter dar. Übrigens werden die oberen Schneidezähne auch nicht als Nagezähne gebraucht, da die Tiere mit denselben Kräuter einfach abbeißen. Die 2 unteren Schneidezähne, von denen der innere der kleinere ist, sind schräg nach vorn gerichtet und haben an ihrer meißelförmigen Krone in der Jugend drei bis vier Einkerbungen.

Im bleibenden Gebiß, das erst spät auftritt mit der Formel $\frac{I_{1-}\,(Cd)\,P_{1-4}\,M_{1-3}}{I_{1-2}\,-\,P_{1-4}\,M_{1-3}}$ hat starke Abnutzung der Prämolaren statt und Hand in Hand damit der Ausfall von P_1, dem P_2 und selbst P_3 folgen kann, sowie deren funktionelle Vertretung durch die allmählich sich entwickelnden Molaren. Dies ist namentlich bei den hypselodonten Zähnen der Fall. Es zeigt sich nämlich, daß neben dieser Form der Backenzähne bei anderen Arten die brachyodonte Form auftritt. Dementsprechend gleichen die Kronen, die im allgemeinen als lopho-selenodont bezeichnet werden können und sich aus bunodonten Vorgängern entwickelten, bald mehr denen von Rhinoceros, bald mehr denen von + Palaeotherium. Oben haben sie ein Außenjoch und zwei Querjoche, unten zwei nach innen schauende halbmondförmige Joche. Die ersten Prämolaren, deren früher Ausfall bereits verzeichnet wurde, sind der Form und Größe nach reduziert. Letztere nimmt überhaupt in der Backenzahnreihe nach hinten zu, nur ist der letzte Molar wieder kleiner.

Die primitiveren Züge des Milchgebisses, die sich in der Zahl der Incisivi und in der noch normaleren Form der oberen, in dem Vorhandensein von Canini und in der Geschlossenheit der Zahnreihe sofort aufdrängen und anschließen an die oligocänen Vertreter, lassen sich auch in den Prämolaren erkennen. Gegenüber den Reduktionserscheinungen, die der erste P, bereits weniger der zweite zeigt, gleicht der 1. Milchprämolar den übrigen.

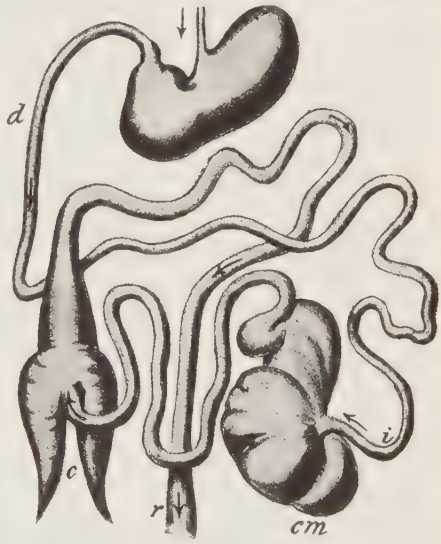


Fig. 267. Procavia capensis, Darmkanal. Nach Flower. *d* Dünndarm (zu kurz dargestellt); *i* Ilium; *cm* accessorisches Coecum; *c* paariges Coecum; *r* Rectum.

Die Hyracoidea haben somit ein Ungulatengebiß, das nur in seinem vorderen Teil sekundäre Änderung erlitt, insofern, als die oberen Incisivi eine außergewöhnliche Form annahmen, was auf die übrigen Incisivi und Canini einwirkte. Das Milchgebiß unterlag aber diesem Einfluß kaum und bewahrte sich viele primitive Züge.

In der Mundhöhle fallen die zahlreichen, in zwei Reihen gestellten Gaumenleisten durch ihre Größe auf; nicht minder, daß auf dem Zungenrücken jedwede, mit bloßem Auge sichtbare Bildung von Papillen fehlt. Nur auf den Seiten der Zunge treten zu hinterst Papillae foliatae in erheblicher Zahl auf und davor spärliche Papillae fungiformes. Eine Lytta fehlt. Von Speicheldrüsen finden sich umfangreiche Parotiden, Glandulae submaxillares und sublinguales.

Der Retorten- oder U-förmig gebogene Magen zeigt äußerlich eine querverlaufende Einschnürung, der innen zwei Falten entsprechen, welche den größeren kardialen Abschnitt vom pylorialen trennen. Ersterer hat dickes, drüsenloses Epithel, dicke Muskelwand und dementsprechend

mechanische Funktion. Der mehr oder weniger ausgesackte pyloriale Abschnitt hat eine weiche Schleimhaut und dichtgedrängte tubulöse Drüsen. Der Magen erinnert somit an den der Perissodactyla. Wiederkäuen, das immer wieder dem Klippschliefer vindiziert wurde, ist also ausgeschlossen. Ähnlich wie bei Manatus und einigen Xenarthra ist der Darm ausgezeichnet durch ein paariges, symmetrisch in zwei spitze Zipfel auslaufendes Coecum, in das der lange Dünndarm endet. Letzterer besitzt — einzig unter Säugetieren — unweit seines Endes ein accessorisches Coecum, dessen Kapazität die des Magens übertrifft. Hierin hat nach Mitchell keine Retention des Speisebreies statt, wohl aber Anfüllung mit Flüssigkeit, die, unabhängig von der täglichen Defäkation, etwa vierzehntägig entleert wird. Hierzu gesellt sich bei einzelnen Arten eine weitere cöcale Aussackung von geringem Ausmaß, die zwischen dem großen accessorischen und dem paarigen Coecum liegt. Daß letzteres dem normalen Coecum der Säuger identisch ist, dafür spricht seine Lage in der Bauchhöhle und zum Darm und der Tatbestand bei Manatus und Xenarthra. Der viellappigen Leber fehlt eine Gallenblase. Das in früherer Zeit zu medizinischen Zwecken benutzte „Hyraceum" ist der eingetrocknete, mit Urin vermengte Darmkot.

Daß die Hyracoidea sich darin der großen Masse der Säugetiere anschließen, daß ihre Epiglottis intranarial (retrovelar) liegt, hat Howes nachgewiesen. Die Cartilago thyreoidea zeichnet sich durch ihre Kürze, daneben aber durch die Länge ihres Cornu posterius aus. In der Trachea haben neben einzelnen unvollständigen Trachealringen die meisten eine vollständige Ringform. Die Luftröhre teilt sich einfach in die beiden Hauptbronchien, die nach ihrem Eintritt in die Lungen, diese weiter durchziehen, unter Abgabe kleinerer Äste. Die rechte Lunge hat vier Lappen, von denen einer der Lobus diaphragmaticus ist, die linke hat drei.

Vom Blutgefäßsystem verdienen die von Hyrtl entdeckten arteriellen und venösen Wundernetze in den Extremitäten hervorgehoben zu werden. Auch die Arteria ophthalmica bildet ein bipolares Wundernetz, das dem Boden der Orbita aufliegt. Ferner stellte Beddard fest, daß die Venae azygos, durch die Art ihrer Variabilität bei Procavia, auf einen noch indifferenten Zustand hinweisen, wie er an der Basis des Ungulatenstammes zu erwarten ist.

Die durchaus ungelappten Nieren stimmen mit den Perissodactyla in dem Vorhandensein von nur einer Nierenpapille überein. An den Ureteren fällt die hohe Einmündung in den Scheitelteil der Blase auf.

Von den Testikeln ist seit langem bekannt, daß ihre Lagerung nötigt, die Hyracoidea den Testiconda zuzurechnen, daß sie somit hierin mit den Elefanten unter den Ungulaten übereinstimmen; auch in Nebensächlichkeiten wie in dem faltig vom Testikel herabhängende Peritonealüberzug, der in Bd. I, Fig. 286 vom Elefanten abgebildet wurde. Es fehlt jede Andeutung dafür, daß früher bei ihnen Descensus testiculi sollte bestanden haben: ein Scrotum und Inguinalkanal ist nicht vorhanden, die Arteria und Vena spermatica entspringen aus der Arteria und Vena renalis und ziehen geraden Wegs zu den Testikeln (Fig. 268). Diese sind hinter den Nieren an einer Peritonealfalte, die als Plica diaphragmatica aufzufassen ist, aufgehängt. Die Vasa deferentia, eingeschlossen in einem straff zum Sinus urogenitalis ziehenden Bande, das den Ureter überkreuzt, haben einen geschlängelten Verlauf und knäueln sich kurz vor ihrer Einmündung auf,

haben hier aber keine Drüsen [Lonsky], so daß keine Glandula vasis deferentis vorliegt. Wohl aber kommen große verästelte Glandulae vesiculares vor [Oudemans], ferner mit ihnen verbundene paarige kleine Glandulae prostatae und Cowpersche Drüsen. Ganz isoliert sind die Hyracoidea durch die Lagerung des Veru montanum an der Dorsalseite des Endteiles der Pars musculosa urethrae [Oudemans]. Dem hängenden, nach hinten gerichteten Penis mit stumpfer Eichel fehlt ein Penisknochen.

Der Uterus ist zweihörnig, das Ovarium liegt in einem offenen Eierstockszelt. Da die Einmündung der Urethra weit oberhalb der Vulva statthat, ist somit ein langer Canalis urogenitalis vorhanden. Da seine Ausmündung zusammen mit dem Anus in einer Hautgrube liegt, wird der Eindruck einer falschen Kloake hervorgerufen, beide sind aber tatsächlich getrennt.

Früher wurde die Placenta mit der des Elefanten verglichen wegen ihres gürtelförmigen Charakters. Diesem geht aber eine hoch entwickelte diffuse Placentation voraus. Auch ist die spätere zonale Placenta nach Assheton ganz abweichend von den Verhältnissen bei Elephas und den übrigen Ungulaten. Er bringt sie in nähere Beziehung zu Placentationen, wie wir sie von Erinaceus und Homo kennen. Es werden 2—3 Junge, ausnahmsweise nur 1, in einem Wurfe geboren.

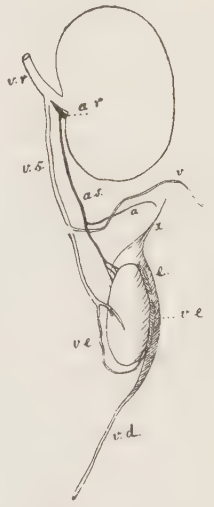


Fig. 268. Dauernde Lage des Testikels, schwanzwärts von der Niere, bei Procavia capensis, Embryo, von 16,5 cm Länge von Nase zum Anus. *ar* Arteria renalis; *as* Arteria spermatica; *a* laterale Arterie derselben; *e* Epididymis; *vd* Vas deferens; *ve* Vena epididymidis; *vr* Vena renalis; *vs* Vena spermatica.

Diagnose.

Die Hyracoidea sind primitive, plantigrade, kletternde, herbivore Ungulaten von kleiner Körperform, mit dichtem Pelz, inguinalen oder auch axillaren Zitzen. Die Hand hat 4 ausgebildete Finger und ein Centrale carpi, der Fuß die 3 mittleren Zehen; ihre Endphalangen sind von einem Plattnagel nur von oben bedeckt, die innere Zehe (II) hat die Nagelphalanx tief gespalten mit scharfem Nagel. Am Femur ist ein Trochanter tertius angedeutet. Die Extremitätenachse geht durch den 3. Finger. Gebiß heterodont, diphyodont mit permanent wachsendem, dreikantigem, oberem Schneidezahn. Seine Formel: $\frac{I_{1-3}\ C\ P_{1-4}\ M_{1-3}}{I_{1-3}\ C\ P_{1-4}\ M_{1-3}}$ ist auch bei recenten Arten im Milchgebiß noch vollständig, erfährt aber im bleibenden Gebiß Reduktion im vorderen Teil bis auf $\frac{I_{1-(Cd)}\ P_{1-4}\ M_{1-3}}{I_{1-2}\ —\ P_{1-4}\ M_{1-3}}$; Backenzähne buno-lopho-selenodont. Magen einfach, Coecum paarig, zweizipfelig, ein großes accessorisches Coecum am Ileum. Tuba Eustachii mit Luftsack. Testikel bleibend intraabdominal. Uterus bicornis. Placenta anfänglich diffus, später zonal, aber von ganz selbständiger, abweichender Struktur. Meist 2—3 Junge im Wurf.

Geographische Verbreitung.

Die Hyracoidea beschränken sich in der Jetztzeit ausschließlich auf die mittleren und südlichen Teile von Afrika, vom Senegal im Westen, Abessinien im Osten an südwärts; ferner in Syrien, Palästina und Arabien. Ihr örtliches Vorkommen und ihre Lebensweise wurde bereits auf S. 427 angedeutet.

Taxonomie.

Die zahlreichen, scheinbar gegensätzlichen Merkmale der recenten Hyracoidea, wie sie in den vorausgehenden Zeilen zusammengestellt wurden, fielen schon den früheren Untersuchern auf und waren Ursache der Unsicherheit in der systematischen Einreihung dieser Tiere. Zum Teil sind es Merkmale adaptiver Art, wie die Vergrößerung der Incisivi, das daraus hervorgehende Diastem im Vordergebiß und dessen teilweise Reduktion; auch die aus anfänglicher Brachydontie sich herausbildende Hypselodontie der Backenzähne. Ferner die Kletterfähigkeit und die damit gepaart gehende pneumatische Haftfähigkeit der plantigraden Extremitätensohlen. Andererseits, und das ist viel wichtiger, handelt es sich um Merkmale, die wir bei entfernten Ungulatengruppen zurückfinden oder primitiver Art sind und wohl der Wurzel des Ungulatenstammes angehören. Von letzteren nennen wir die Anordnung der Venae azygos; das bei Manatus wiederkehrende zweizipfelige Coecum; die hohe Zahl der Rumpfwirbel; vielleicht auch das Verhalten der medialen Gelenkfläche des Talus. An Perissodactyla erinnern der Bau der Gehörknöchelchen; ferner die Tuba Eustachii mit ihrer blasigen Aussackung; das Bedecktsein der Pars mastoidea des Petrosum; die Form der Backenzähne; die Zehenzahl, die mit der von eocänen Perissodactyla übereinstimmt. Auf nähere Beziehungen zu Proboscidea weisen das Centrale carpi; die Nagelbedeckung der Extremitäten; Form und Lage des Lacrymale; die Beteiligung des Jugale am Kiefergelenk; die Testikondie.

Ganz abweichende Eigentümlichkeiten, wie der Bau des Zungenbeins, der Placenta, können die zahlreichen näheren und entfernteren verwandtschaftlichen Beziehungen zu dem Stamm der Ungulaten, dem sie zweifelsohne angehören, nicht verdunkeln. Das lehrt auch, wie wir unten sehen werden, die Paläontologie.

Nachdem O. Thomas nachgewiesen, daß weder das Interparietale, noch die Vollständigkeit oder Unvollständigkeit des Orbitalringes, noch die Hypselodontie oder Brachyodontie der Backenzähne, noch die Zahl der Rippen, noch endlich die der Zitzen durchgreifende Merkmale bieten[1]), um danach verschiedene Genera, wie Heterohyrax, Dendrohyrax, zu unterscheiden, erscheint es ratsam, die, je nach der Auffassung verschieden zahlreichen Arten als Procavia Storr. (Hyrax Herm.) zusammenzufassen.

Wissenschaftlich am längsten bekannt — durch die Untersuchungen von Pallas — ist *Pr. capensis* Pall. Auf die Südspitze von Afrika beschränkt ist sie leicht kenntlich am schwarzen Dorsalfleck, den sie mit *Pr. shoana* Gigl. von Abessinien teilt; beide sind nahe verwandt und hypselodont. Bereits in der Bibel wird *Pr. syriaca* Schreb. erwähnt. Diese kleine in Syrien und Arabien vorkommende Art mit hypselodonten Backenzähnen gehört zu der

1) Das gilt auch für die Form des Lacrymale, seine Berührung mit dem Nasale oder Trennung von diesem durch das Frontale und Maxillare, auch für das Maß seiner Trennung vom orbitalen Teil des Palatinum.

Abteilung mit gelbem (oder weißem) Rückenfleck. Die Zähne der genannten Arten erinnern an die von Rhinoceros, der Fuß ist taxeopod.

Demgegenüber haben Arten wie *Pr. Emini* Thom., *validus* True, *arboreus* A. Sm., *dorsalis* Fraser und andere brachyodonte, an +Palaeotherium erinnernde Backenzähne, einen dichteren Pelz, nur 2 inguinale Zitzen und eine Artikulation des Talus mit dem Cuboid (falls dieses Merkmal durchgreifend ist!). Diese auf Bäumen lebende, gleichfalls afrikanische Arten werden mit einigen anderen auch unter dem Namen DENDROHYRAX Gray vereinigt. Wirklich durchgreifende generische Unterschiede gibt es aber nicht.

Vorgeschichte der Hyracoidea.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die heute ausschließlich auf das afrikanische Faunengebiet einschließlich Syriens und Arabiens beschränkte Gruppe der Hyracoidea ist auch in der geologischen Vorzeit, mit Ausnahme von +*Pliohyrax* im Unterpliocän von Pikermi und Samos in Griechenland, außerhalb Afrikas bis jetzt nicht aufgefunden worden. Die Angaben von dem Auftreten fossiler

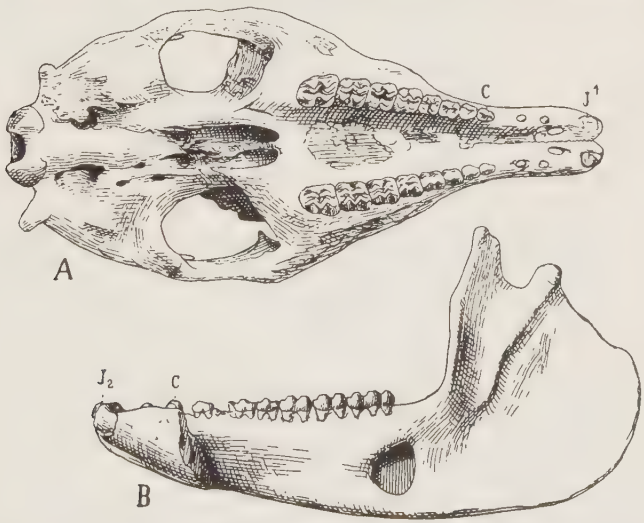


Fig. 269. +Mixohyrax niloticus Schlosser. Oligocän. Fayûm, Ägypten. A Schädel von unten; B Unterkiefer von innen, Vorderende von außen. 1/4 nat. Gr. Nach M. Schlosser.

Klippschliefer oder von ihnen sehr nahestehenden Formen im Alttertiär Nord-Amerikas und Süd-Amerikas beruhen auf unrichtigen Deutungen verschiedener fossiler Huftierreste; die von Marsh beschriebene Gattung +Hyracops (Fam. Meniscotheriidae) ist, wie wir jetzt wissen, identisch mit der Gattung +Meniscotherium (unterstes Untereocän Nord-Amerikas) und kann mit den Hyracoidea in keine nähere Beziehung gebracht werden. Die von F. Ameghino unter dem Namen Archaeohyracidae zusammen-

gefaßten Gattungen aus den Notostylopsschichten, Astraponotusschichten und Pyrotheriumschichten Argentiniens umfassen die Ahnenformen von + Typotherium und gehören daher zur Familie der Typotheriiden, während die von Ameghino gleichfalls zu den Hyracoidea gerechneten + Acoelodiden als die Ahnenformen der + Notohippiden angesprochen werden müssen.

Somit treten uns als die ältesten bisher bekannten Vertreter der Hyracoideen die im Unteroligocän des Fayûm in Ägypten entdeckten und von C. W. Andrews und M. Schlosser beschriebenen Gattungen entgegen, die in der Familie + **Saghatheriidae** zu vereinigen sind.

Die übereinstimmenden Merkmale aller hierher gehörenden Formen bestehen in einem noch vollständigen Gebiß mit der Zahnformel $\frac{3.\,1.\,4.\,3}{3.\,1.\,4.\,3}$, wobei die unteren I_1 und I_2 und die oberen I^1 vergrößert sind, während die übrigen I und die C verkleinert erscheinen. Die Zähne des Vordergebisses sind durch weite Zahnlücken voneinander getrennt. Der obere C, der dicht neben dem P^1 steht, ist prämolariform. Im Unterkiefer zeigt der Ramus ascendens eine auffallend große Ausdehnung und Rundung des hinteren Teiles mit dem Eckfortsatz, der Coronoidfortsatz ist klein und das Kiefergelenk weist bereits die allen Hyracoidea eigentümliche Spezialisation auf, indem es aus zwei ungleich großen Abschnitten besteht, von denen der äußere dicker ist und oben eine nach oben konvexe, langgestreckte Facette trägt, die sich auf das innere, dünnere und walzenförmige Stück der Gelenkfläche fortsetzt und in die eigentliche Gelenkgrube des Schädels eingreift. Außerdem weist aber der äußere Abschnitt des Unterkiefergelenkes noch eine auf der Hinterseite schräg abgestutzte Gelenkfläche auf, die mit einer den Hyracoidea eigentümlichen Facette an der Innenseite des Jochbogens artikuliert [M. Schlosser]. Sehr auffallend und bei keiner anderen Säugetiergruppe beobachtet ist das Auftreten eines Foramens (Fig. 270, *fo*) am Vorderrande des Ramus ascendens hinter dem M_3, das in einen Kanal führt, der an der Innenseite des aufsteigenden Unterkieferastes am Oberende der Mylohyoidgrube wieder mündet (z. B. bei Geniohyus mirus Andrews). Noch auffallender aber ist die große, ovale Grube, die sich bei derselben Art aus dem Unteroligocän des Fayûm, aber ebenso, wenn auch kleiner, bei anderen gleichalterigen Hyracoideen vorfindet und dort einen ovalen Ausschnitt an der Innenwand des Unterkiefers unter dem M_3 darstellt. Andrews (1907) ist der Meinung, daß diese Grube (Fig. 270, *foss.*) entweder zur Aufnahme einer großen Speicheldrüse oder einer Art Backentasche gedient haben könnte. Vielleicht steht sie mit dem sehr eigenartig gebauten Zungenbeinapparat, der den Klippschliefern eigentümlich ist, in irgendeinem näheren Zusammenhang. Da jedoch bei gleichalten Individuen von + Geniohyus und + Bunohyrax die Grube einmal vorhanden ist und ein anderesmal vollständig fehlt, liegt vielleicht ein sexueller Unterschied vor [M. Schlosser, 1911]. Der Unterkiefer ist an der Stelle, an der die Grube ihre größte Tiefe besitzt, ungemein dünn.

Der Formenreichtum der unteroligocänen Saghatheriiden ist sehr groß. Zwischen Formen mit schweineartigem, bunodontem Gebiß (z. B. + Geniohyus) und solchen mit pferdeartigem oder nashornähnlichem Gebiß (z. B. + Saghatherium) bestehen vielfache Übergänge, die auf eine sehr verschiedene Nahrungsweise dieser oligocänen Klippschliefer schließen lassen [O. Abel, 1922]. Auch die Körpergröße schwankt beträchtlich; nach

M. Schlosser erreichten die größten Arten etwa die Größe eines Löwen (+Megalohyrax eocaenus Andr.).

Die primitivste Stufe unter den Saghatheriiden nehmen die beiden bunodonten Gattungen +*Geniohyus* Andr. und +*Bunohyrax* Schlos. ein, deren Zähne einen stark gerunzelten Schmelz besitzen. Die P sind immer einfacher als die M. Aus ihnen sind die mit undeutlich lophoselenodonten Zähnen ausgestatteten Gattungen +*Mixohyrax* Schlos. und +*Pachyhyrax* Schlos. abzuleiten, deren obere P bereits molariform waren und deren Zahnschmelz nur mehr schwach gerunzelt ist. Die selenolophodont gewordene Gattung Megalohyrax stellt dann eine weitere Spezialisationsstufe dar, bei der nicht nur die oberen, sondern auch die unteren P molariform sind und der Schmelz nahezu glatt erscheint. Dagegen scheint sich die Gattung +*Saghatherium* Andr. mit zwar glattem Zahnschmelz, aber oben und unten einfach gebauten P und lophoselenodonten Molaren schon früher abgezweigt

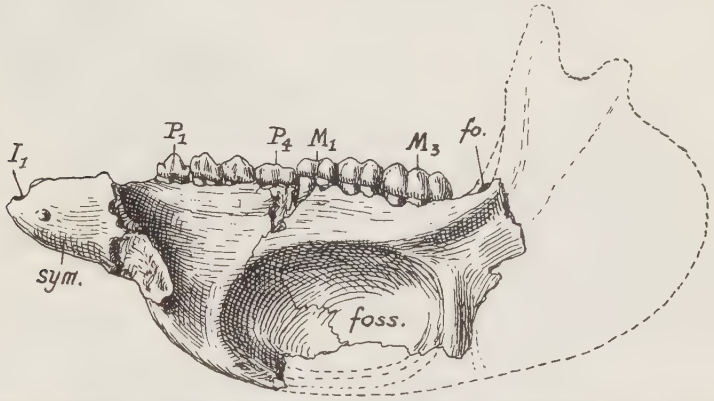


Fig. 270. Geniohyus mirus Andrews. Unteroligocän des Fayûm (Ägypten). Rekonstruktion der Innenansicht des rechten Unterkieferastes in $^2/_5$ d. nat. Gr., auf Grundlage des von C. W. Andrews (1907) abgebildeten Fragmentes. *foss.* Grube auf der Innenwand des Unterkieferastes; *sym.* Symphysenportion mit Fragment des linken Unterkieferastes; *fo.* Foramen hinter dem letzten M.

zu haben; unter den unteroligocänen Saghatheriiden ist sie am nächsten mit der aus dem Unterpliocän von Pikermi und Samos bekannt gewordenen Gattung +*Pliohyrax* verwandt, die von Gaudry zuerst unter dem Namen +*Leptodon graecus* beschrieben und als möglicher Verwandter der Rhinocerotiden gedeutet worden war. Die Pikermiform besaß wie alle genauer bekannten fossilen Klippschliefer eine lange, schmale Schnauze und ein gewölbtes Schädeldach mit Sagittalkamm; die Augenhöhlen lagen weit hinten. Durch diese Merkmale unterscheiden sie sich von den recenten Hyracoideen, bei denen das Schädeldach keinen Sagittalkamm, sondern zwei Schläfenkanten trägt, die ein flaches Schädeldach begrenzen, und bei denen die Augenhöhlen an dem kurzschnauzigen Schädel sehr weit vorne liegen. Offenbar haben sich die beiden Stämme, die Hyraciden und die jetzt völlig erloschenen Saghatheriiden, schon sehr frühzeitig voneinander getrennt, und zwar dürfen wir annehmen, daß die Spaltung beider Stammeslinien schon im Alttertiär erfolgt ist. Auch innerhalb der lebenden Hyraciden finden wir zwei verschiedene Lebensweisen scharf ausgeprägt: die eine Artengruppe

(Procavia) umfaßt nur Steppen- und Felsenbewohner (Procavia capensis des Kaplandes, P. shoana aus Abessinien, P. syriaca aus Syrien und Arabien), während die Angehörigen der zweiten Gruppe (Dendrohyrax) zur baumbewohnenden Lebensweise übergegangen sind (nur Dendrohyrax terricola soll sich tagsüber in Felsen aufhalten und nur in der Nacht auf Bäume klettern). Auch + Pliohyrax graecus aus Pikermi und Samos dürfte eine Bergsteppenform gewesen sein.

Aus dem Untermiocän von Britisch-Ostafrika hat Andrews einen durch sehr hohe, hypselodonte Molaren gekennzeichneten Klippschliefer als Vertreter einer dritten Familie (+Myohyracidae) abgetrennt und als +Myohyrax Oswaldi Andr. beschrieben.

Das Gesamtbild der bisher bekannten fossilen Hyracoidea ergibt, daß sie in einer Reihe von Merkmalen ein primitiveres Verhalten zeigen als die lebenden Vertreter der Gruppe: vollständiges Gebiß mit 44 Zähnen, bunodontes Gebiß bei den Gattungen + Geniohyus und + Bunohyrax, bei denen die P noch nicht molariform sind, größere Länge des Gesichtsteiles des Schädels (Jochbogen beginnt erst oberhalb M_1 statt wie bei den recenten Arten oberhalb des P_3, Gaumen beginnt erst hinter den M_3 statt zwischen den M_2), Kleinheit und Wölbung des Hirnschädels und Vorhandensein einer Sagittalcrista, unvollkommenerer Abschluß der Augenhöhle, innigere Verbindung des Astragalus mit dem Calcaneum und Naviculare und wahrscheinlich ausgeprägtere seriale Anordnung der Carpalia. Trotzdem erfahren wir aus den fossilen Formen nichts Näheres über den Anschluß an die übrigen Ungulatenstämme; wenn es auch wahrscheinlich ist, daß die Klippschliefer von den + Condylarthren oder + Protungulaten abstammen, so ist eine Verknüpfung mit einer bestimmten Gruppe dieser Stammgruppe noch nicht möglich. Dagegen muß betont werden, daß zwischen den Hyracoidea und den Proboscidea engere verwandtschaftliche Beziehungen zu bestehen scheinen, worauf zuletzt W. K. Gregory (1910) hingewiesen hat. Am nächsten scheinen sie jedoch mit der erloschenen Ordnung der + Embrithopoda (Barypoda), vertreten durch + Arsinoitherium aus dem Unteroligocän des Fayûm, verwandt zu sein. Ihre Entstehung liegt aller Wahrscheinlichkeit sehr weit zurück und ihre Geschichte hat sich, soweit dies aus den fossilen Formen zu entnehmen ist, ausschließlich auf dem Boden Afrikas abgespielt, von wo aus nur im Unterpliocän Pliohyrax bis nach Südeuropa vorgedrungen ist.

II. Unterordnung: +Embrithopoda.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Im Jahre 1900 entdeckte Beadnell in den fluviomarinen Schichten (Unteroligocän) des Fayûm in Ägypten Reste eines sehr merkwürdigen Huftieres, das er unter dem Namen +Arsinoitherium Zitteli beschrieb. Später (1906) hat C. W. Andrews eingehende Mitteilungen über diese Form auf Grundlage einer großen Zahl weiterer Funde gemacht, die uns über den Skeletbau des Tieres eingehend unterrichtet haben (Fig. 271—276).

Das auffallendste Merkmal des Tieres, das die Größe eines starken Nashorns erreichte, liegt in der allgemeinen Gestalt des Schädels, der durch-

aus von allen anderen bekannten Typen abweicht. Auf den Nasenbeinen stehen zwei riesige, an ihrer Basis miteinander verschmolzene knöcherne Schädelzapfen, die an ihrem Hinterende von zwei kleinen Frontalzapfen begleitet werden. Die in der Jugend offenen Nähte zwischen den Nasalia und Frontalia verstreichen später vollständig. In der Jugend werden die Nasenbeine mit ihren mächtigen, nach vorne geneigten Zapfen nur von dem knorpeligen Nasenseptum getragen, aber bei höherem Alter verknöchert dasselbe in ähnlicher Weise wie bei dem eiszeitlichen +Coelodonta antiquitatis; eine tiefe Grube am Unterende des an der Vorderseite abgeflachten verknöcherten Septum narium beweist die Anwesenheit von starken Lippenmuskeln (analog wie bei Rhinoceros bicornis) und spricht für größere Beweglichkeit der Lippen. Die steil nach vorne abfallenden Zwischenkiefer sind von den Frontalia durch die Na-

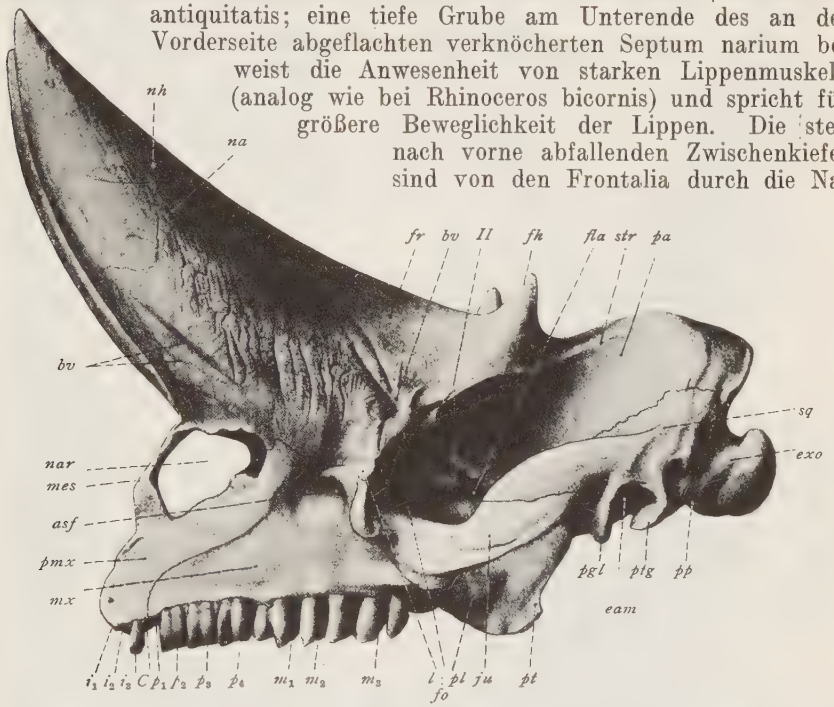


Fig. 271. Arsinoitherium Zitteli Beadn. Ungefähr $^1/_6$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews. *aof* Foramen antorbitale; *bv* Blutgefäßeindrücke; *C* Alveolus von *c*; *eam* Ohröffnung; *exo* Exoccipitale; *fh* Frontalhorn; *fla* Foram. lacerum ant.; *fo* Foram. orbitonasale; *fr* Frontale; i_{1-3} Incisivi oder ihre Alveoli; *ju* Jugale; m_{1-3} Molares; *mes* Mesethmoid; *mx* Maxillare; *na* Nasale; *nar* Nasenöffnung; *nh* nasales Horn; *pa* Parietale; *pgl.* Proc. postglenoideus; *pl* Palatinum; pm_{1-4} Praemolares oder ihre Alveoli; *pmx* Praemaxillare; *pp* Proc. paroccipitalis; *pt* Pterygoid; *pty* Proc. posttympanicus; *sq* Squamosum; *str* supratemporale Leiste; *II* Foramen opticum.

salia getrennt. Das Foramen palatinum anterius ist sehr groß und liegt median. Ein Canalis alisphenoideus ist vorhanden, das Foramen condyloideum fehlt. Die Hinterhauptsschuppe ist sehr schräg nach vorne geneigt; der Hirnhöhlenraum ist größer als bei den Amblypoden. Die Orbita ist hinten offen. Der Processus posttympanicus und der Processus postglenoideus bilden einen engen Bogen über dem Meatus auditorius externus (Fig. 271).

Das Gebiß ist vollzählig (44); alle Zähne stehen dicht gedrängt und nehmen im Vordergebiß fast eine Kulissenstellung ein. Alle Zähne sind,

was für eine so altertümliche Form sehr auffallend ist, stark hypsodont, mit konvexer Außen- und konkaver Innenwand. Prämolaren und Molaren an Größe und Aufbau sehr verschieden. Obere und untere Molaren aus zwei V-förmigen Querkämmen gebildet, deren vorderer Schenkel verkümmert erscheint (Fig. 274). Während die Milchmolaren in ihrer Form von den hinteren, also bleibenden Molaren der Milchdentition nicht wesentlich verschieden sind, sind sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer die Prämolaren des Ersatzgebisses sowohl in ihrer Größe als auch in ihrem Aufbaue von den bleibenden Molaren stark verschieden (Fig. 274). Der I_1 ist der größte der drei oberen Schneidezähne.

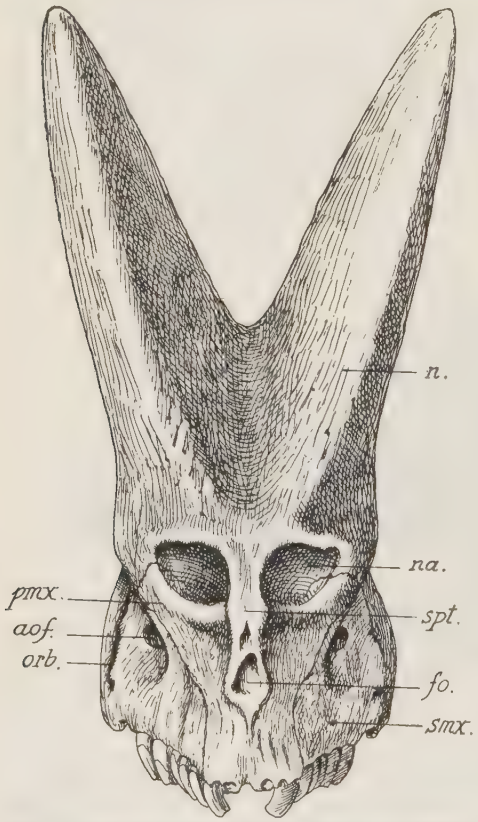


Fig. 272. Arsinoitherium Zitteli Beadnell. Schädel von vorne gesehen, ungefähr $^1/_8$ nat. Gr. *n* Nasenhorn; *na* Nasenöffnung; *spt* Septum narium (verknöchert); *fo* Grube zum Ansatze des Lippenmuskels; *aof* Foramen antorbitale; *orb* Orbita, *pmx* Praemaxillare; *smx* Supramaxillare. Nach C. W. Andrews.

Im Zusammenhang mit der Größe und Schwere des Schädels steht die massive Ausbildung der mit breiten Querfortsätzen seitlich ausladenden Halswirbel, die einen kurzen Halsabschnitt der Wirbelsäule bilden. Der Neuralkanal bleibt im ganzen Bereiche der Wirbelsäule relativ klein.

Die Scapula ist sehr kräftig und viel breiter als hoch, da der postscapulare Abschnitt zweiundeinhalbmal so breit als der präscapulare ist. Obwohl die allgemeinen Proportionen der Gliedmaßen durch die stärkere Entwicklung des Armes im Vergleiche zum Hinterbein an die der Elefanten und Amblypoden erinnern, so weichen doch die einzelnen Knochen sehr von denen der beiden genannten Stämme ab. Dem Humerus fehlt das Foramen entepicondyloideum. Wie bei allen großen Säulengängern ist die Ulna stärker entwickelt als der Radius und besitzt ein großes Olecranon. Infolge dieser starken Entwicklung nimmt die Ulna einen weit größeren Anteil an der Gelenkung mit den proximalen Carpalia als der Radius; das Radiale ist klein, das Ulnare sehr groß. Die Metacarpalia sind kurz, plump und gedrungen. Die Hinterextremität fällt zunächst durch die enormen Lateralflügel der Ilia auf, während die Pubes und Ischia relativ klein sind. Dem Femur fehlt ein Trochanter tertius, die Tibia ist kurz

und plump, die Fibula schlank. Während die Tibia in ihrer Gesamterscheinung außerordentlich an die der Amblypoden erinnert, gleicht die Fibula sehr jener der Elefanten. Calcaneus und Astragalus besitzen große Gelenkflächen für die Fibula; der Calcaneus ist kurz und gedrungen, der Astragalus niedrig und auf der Oberseite schwach gewölbt. Er artikuliert distal mit dem Cuboideum und Naviculare.

Arsinoitherium Zitteli stellt sich uns somit als eine hochspezialisierte Type dar, die mangels älterer Vorläufer auf dem Boden Afrikas einstweilen isoliert dasteht. Viele Beziehungen weisen auf eine engere Verwandtschaft mit den Hyracoidea hin, doch kann von den bisher bekannten fossilen Vertretern dieser Ordnung kein einziger in engere genetische Beziehungen zu Arsinoitherium gebracht werden. Indessen ist es am wahrscheinlichsten, daß Arsinoitherium mit den Hyracoidea aus einer auf dem Boden Afrikas in sehr früher

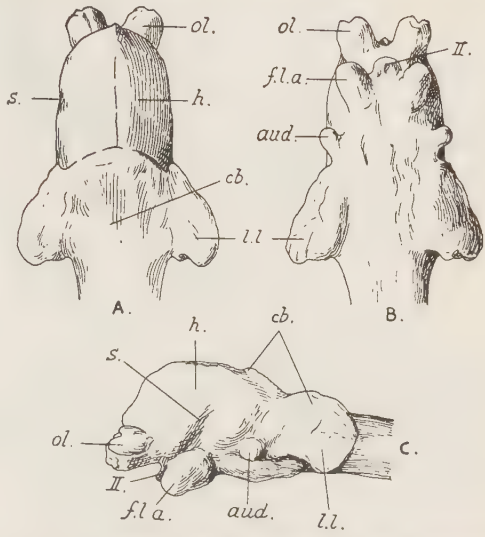


Fig. 273. Ausguß der Hirnhöhle von Arsinoitherium Zitteli Beadnell. A Von oben, B von unten, C von der Seite gesehen. *aud.* Strang des N. auditorius; *cb.* Cerebellum; *f.l.a.* Strang der durch das Foramen lacerum anterius passierenden Nerven; *h.* Großhirnhemisphäre; *l.l.* Laterallobus des Cerebellum; *ol.* Lobus olfactorius; *s.* Sulcus; *II.* Chiasma opticum. Nach C. W. Andrews.

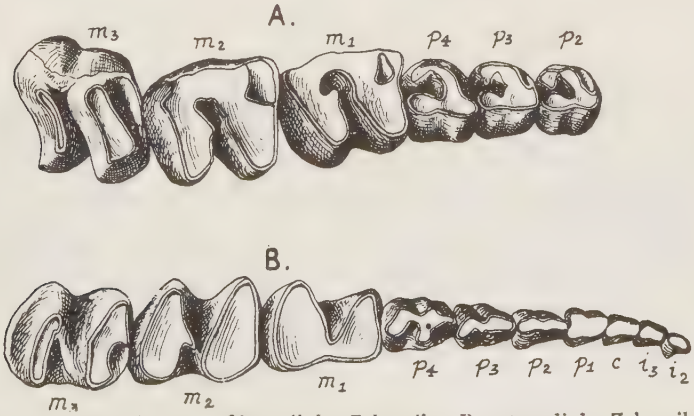


Fig. 274. Arsinoitherium. A Obere linke Zahnreihe, B untere linke Zahnreihe, beide von der Kaufläche gesehen. Nach C. W. Andrews.

Zeit des Tertiärs heimisch gewesenen gemeinsamen Stammgruppe hervorgegangen ist. Mit den Amblypoden bestehen bei genauerer Analyse der

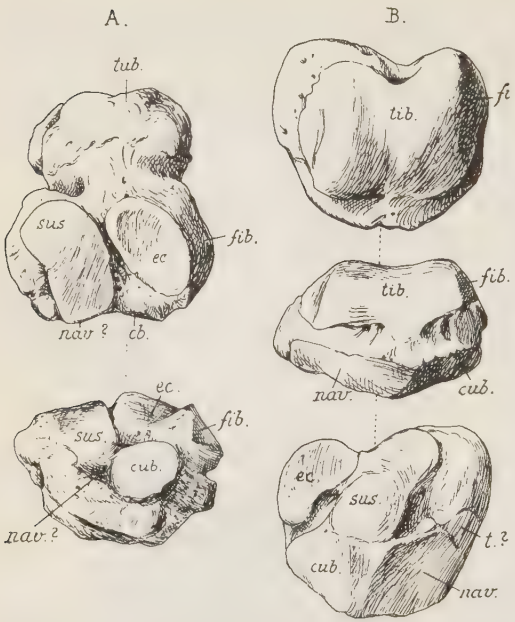


Fig. 275. Arsinoitherium Zitteli Beadnell. A Calcaneus (links) von oben und von der Distalseite gesehen, B Astragalus (links) von der Gelenkfläche gegen die Tibia von vorne und von der Distalseite gesehen. Nach C. W. Andrews. *cub.*, *cb.* Facette für das Cuboideum; *ec.* Ectalfacette; *fib.* Fibularfacette; *nav.* Naviculafacette; *sus.* Sustentacularfacette; *t.* Facette für das Tibiale; *tib.* Facette für die Tibia; *t.c.* Tuber calcis.

morphologischen Merkmale nur oberflächliche, durch gleiche Bewegungsart bedingte Ähnlichkeiten; enger sind dagegen wohl die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Proboscidiern, die gleichfalls aller Wahrscheinlichkeit nach afrikanischer Herkunft sind. Einstweilen ist es ebensowenig möglich, Arsinoitherium phylogenetisch mit den Protungulaten zu verknüpfen, als dies bei den Hyracoidea der Fall ist, wenn auch derartige verwandtschaftliche Beziehungen die größte Wahrscheinlichkeit für sich haben. Allem Anscheine nach liegt der Ursprung der durch + Arsinoitherium gekennzeichneten Huftiergruppe sehr weit in der Stammesgeschichte der Ungulata zurück.

Obwohl bisher + *Arsinoitherium* die einzige

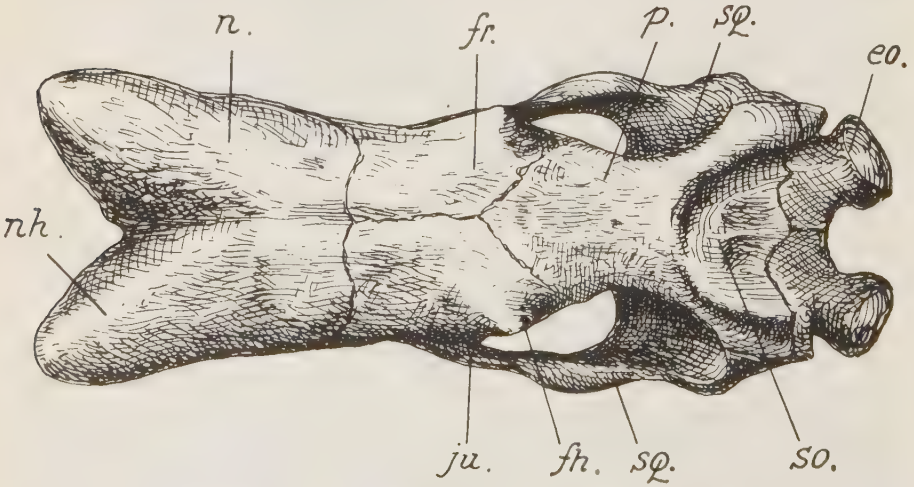


Fig. 276. Arsinoitherium Zitteli Beadnell. Schädel eines jungen Tieres, von oben gesehen. *eo.* Exoccipitale; *fh.* Frontalhorn; *fr.* Frontale; *ju.* Jugale; *n.* Nasale; *nh.* Nasenhorn; *p.* Parietale; *so.* Supraoccipitale; *sq.* Squamosum. Nach C. W. Andrews.

Form darstellt, die die Kennzeichen dieser Gruppe trägt, so werden wir doch dieselbe zum Range einer eigenen Unterordnung (+Embrithopoda Andrews, früher +Barypoda Andrews) erheben müssen, um auf diese Weise ihre isolierte Stellung zum Ausdrucke zu bringen.

Die Nahrungsweise von +Arsinoitherium war zweifellos eine herbivore, und zwar muß die Nahrung, wie das hypsodonte und enge geschlossene Gebiß beweist, vorwiegend aus harten Pflanzen bestanden haben. Andrews spricht das Tier nicht als eine grasende Type an, sondern vermutet, daß die Hauptnahrung aus niedrigem Gebüsch und Kräutern bestand, die aber jedenfalls, wie aus dem Gebiß zu entnehmen ist, zu xerophilen Vegetationselementen gehört haben müssen. Die sehr bewegliche Lippe muß bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle gespielt haben.

III. Unterordnung: Proboscidea.

Die „Rüsseltiere" nehmen durch weitgehende Spezialisierungen neben verschiedenen primitiven Einrichtungen ihres Körperbaues eine immer noch isolierte Stellung unter den Ungulaten ein, obwohl ihre Vorgeschichte durch neuerliche wichtige Funde sich bereits bis ins Eocän verfolgen läßt. Wenn auch entfernt, so ist ihre Genealogie unverkennbar verknüpft mit den Sirenia und Hyracoidea. Dies gab uns auf S. 411 Anlaß, sie mit diesen sowie mit den +Embrithopoda zur Ordnung der Subungulata zu vereinigen, wie vor uns z. B. Flower und Lydekker und später Schlosser taten. Allerdings wurde dort bereits die Unzulänglichkeit dieses Namens hervorgehoben, da er ein ganz unverdientes Gewicht auf die Art der Nagelbekleidung legt und diese wenig glücklich zum Ausdruck bringt. Seine Beibehaltung empfahl sich aber gegenüber der sonst nötigen Einführung eines neuen Namens.

Diese Nagelbekleidung, die zum Namen Subungulata Anlaß gab, ist eben teilweise eine Folge der primitiven Fußstruktur, die aber bei den Elefanten daneben deutliche Anpassungen an das bedeutende Körpergewicht zur Schau trägt. Auch in anderen Organen zeigen sich neben primitiven manche durchaus spezialisierte Einrichtungen.

So hat sich die Hautdecke erheblich entfernt von ihrem ursprünglichen Zustand. Die Behaarung ist eine spärliche geworden, so jedoch, daß auch die nackt erscheinenden Stellen mit kurzen, feinen Haaren besetzt sind. Sie besteht nach Möbius namentlich aus weicheren Flaumhaaren, die zwar weit entfernt aber immerhin dichter stehen als die mehr borstenartigen Grannenhaare, die am Schwanze zu langen Borsten auswachsen und eine Art dünner Schwanzquaste darstellen. Eine scharfe Grenze zwischen beiden gibt es aber nach Toldt nicht, es sind nur graduelle Unterschiede. Wenn die Behaarung bei Neugeborenen und Jungen dichter erscheint, verursacht das wohl mehr die größere Länge der Haare, die später abgerieben werden. Wohl aber ist sie bei ihnen stärker in der Umgebung der Mundöffnung und am Rüssel. Bei recenten Elefanten handelt es sich um eine Rückbildung des Haarkleides, das noch beim eurasiatischen Mammut der Eiszeit einen zottigen dunkeln Pelz bildete, dessen Haare am Hals und Rumpf bis 50 cm lang wurden, untermischt mit 4—5 cm langem Flaumhaar; auch der Rüssel war dicht behaart.

De Meijere konnte in der dicken Haut keine tubulösen Drüsen entdecken, alveoläre nur an den Augenlidern, wo sie in die Haarfollikel aus-

münden. Solche finden sich auch am Ausgang der Schläfendrüse, die, zwischen Auge und Ohr gelegen, eine massige, konglobierte tubulöse Drüse darstellt, die zur Brunstzeit stärker funktioniert und ein stinkendes Sekret ergießt.

Die beiden Zitzen sind bruststänđig und sondern eine sehr fettreiche Milch ab.

Der unförmlich große Schädel ist ein klassisches Beispiel für die langdauernde Zunahme seines Umfanges durch Pneumatisierung der Schädelknochen, wie sie in Bd. I, S. 52 in Fig. 35 zur Darstellung kam und auch aus Fig. 277 ersichtlich ist. Diese Größenzunahme geschieht zu Zwecken, die ohne jeden Zusammenhang sind mit der Größenzunahme des Gehirns. Der für letzteres benötigte Raum vergrößert sich demgegenüber kaum nennenswert. Das allmähliche Wachstum der Stoßzähne, ferner die schweren Backenzähne fordern aber Zunahme der Kiefer. Der Rüssel verlangt ausgedehnte Ursprungsflächen für seine Muskulatur. Unter dem Einfluß dieser Forderungen werden namentlich die Intermaxillaria groß und verändern ihre Form gegenüber der gewohnten Form anderer Säuger in erheblicher Weise, wie Fig. 278 zur Darstellung bringt, wobei das Zurücktreten des Gaumenteils sowie die Verlängerung des zahntragenden Processus dentalis auffällt. Unter demselben Einfluß wird der alveolare Teil der Kiefer groß und tritt deren Verkürzung ein sowie Verlagerung der Nasenöffnung nach hinten und oben, wodurch die Lage der Nasengänge eine fast senkrechte wird. Die Nasalia werden demgemäß kurz, die Stirne äußerst breit. In der Mehrzahl der Knochen, welche die Schädelhöhle umgeben, entfernt sich hierbei die äußere Wand von der inneren (vgl. Bd. I, Fig. 35). An Stelle der zwischenliegenden Diploë treten weite Lufthöhlen auf, die durch zahlreiche, meist lotrecht auf der Wandfläche stehende Knochenblätter in zahlreiche zellige Räume verteilt werden, die schließlich miteinander und mit der Nasenhöhle kommunizieren. Diese pneumatischen Höhlen dehnen sich auch auf den Gesichtsschädel aus bis in die Nasalia, Maxillaria, Intermaxillaria, Palatina, Vomer und Ethmoid. Allmählich schwinden die Nähte zwischen diesen Knochen und damit auch die Grenzen zwischen ihren pneumatischen

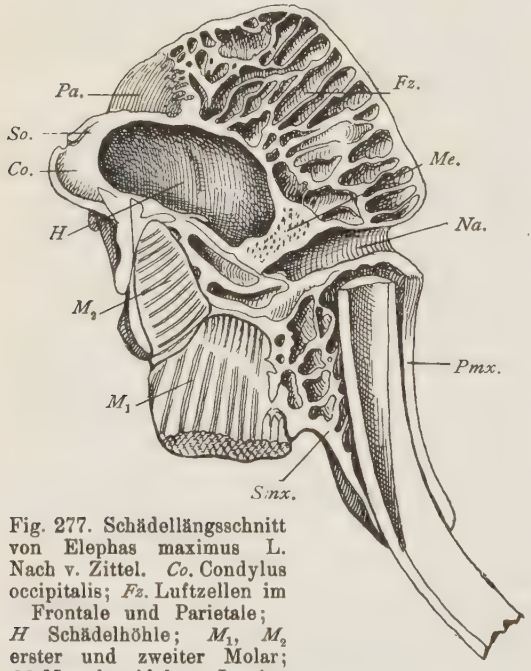


Fig. 277. Schädellängsschnitt von Elephas maximus L. Nach v. Zittel. *Co.* Condylus occipitalis; *Fz.* Luftzellen im Frontale und Parietale; *H* Schädelhöhle; M_1, M_2 erster und zweiter Molar; *Me.* Mesethmoid bzw. Lamina cribrosa desselben; *Na.* Nasengang; *Pa.* Parietale; *Smx.* Supramaxillare; *So.* Supraoccipitale. (Vgl. Bd. I, Fig. 35.)

Höhlen. Deren komplizierter Bau ist neuerdings eingehend durch Boas und Paulli untersucht worden.

Nur am jugendlichen Schädel erkennt man die Ausdehnung des Supraoccipitale in der Richtung nach vorn. Im Gegensatz zu den übrigen Knochen wird sein medialer Teil nicht pneumatisiert. Hierdurch entsteht am Hinterkopf eine tiefe Grube für den Ansatz, namentlich des Nackenbandes (Ligamentum nuchae) und der Nackenmuskulatur, die entsprechend dem Gewicht des Kopfes außerordentlich stark ist. Das Supraoccipitale bildet zusammen mit den umfangreichen Parietalia den größten Teil des Schädeldaches, letztere auch die Seitenwand der Schädelhöhle. Hieran beteiligt sich ferner das Squamosum. Dem Parietale gegenüber tritt das Frontale zurück. Es bildet das Dach der Augenhöhle; sein Processus postorbitalis ist aber zu gering, als daß die Orbita nicht in weiter Kommunikation bliebe mit der Temporalgrube. Als weitere Abweichung von den Ungulata vera bildet der Processus zygomaticus des Maxillare den vorderen Teil des Jochbogens, das Jugale demnach dessen Mitte. Letzteres begibt sich weiterhin nnter den Processus zygomaticus des Squamosum, erstreckt sich bis zum Kiefergelenk und schließt dieses nach außen ab. Diese Gelenkfläche hat die Gestalt einer gewölbten Walze, auf welcher der rundliche Unterkieferkopf nach vorn gleiten und die quergestellten Dentinlamellen zum Zerreiben des Futters ausnutzen kann. Auch fehlt ein Processus postglenoideus und paroccipitalis. Ein Processus posttympanicus dehnt sich aber bis zur rundlichen Fossa glenoidea aus und umfaßt damit einen knöchernen äußeren Gehörgang. An seiner Bildung beteiligt sich das Tympanicum nur unbedeutend; es vereinigt sich früh mit dem Petrosum und bildet eine Bulla mit medialer Furche für die Carotis interna. Das kleine, undurchbohrte Lacrymale liegt am Orbitalrand und hat einen Fortsatz, ähnlich wie bei Procavia. Foramen condyloideum und Alisphenoidkanal fehlen. Die Unterkieferhälften mit hohem aufsteigenden Ast, rundlichem

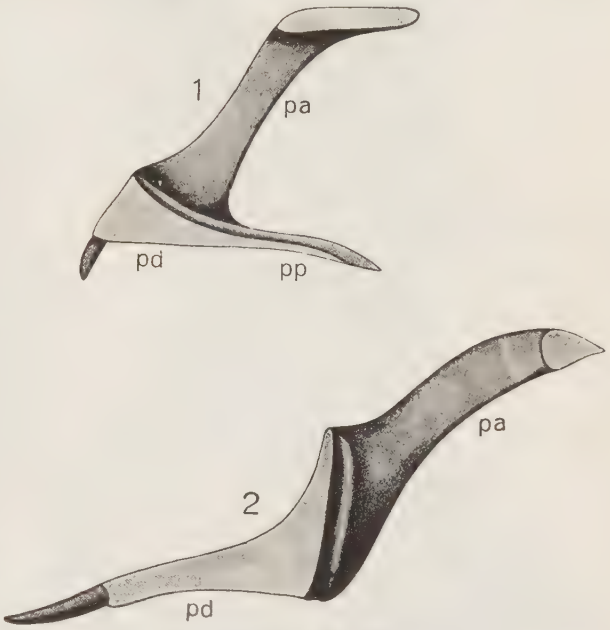


Fig. 278. Das Intermaxillare des Elefanten (2) verglichen mit dem eines anderen Säugetieres (1). Nach Boas u. Paulli. *pd* Processus dentalis mit einem Incisivus; *pp* Proc. palatinus; *pa* Proc. ascendens.

Condylus und massivem alveolaren Teil verschmelzen zu einer nach abwärts verlängerten, einigermaßen röhrenförmigen Symphyse.

Am auffallendsten ist am Schädel die Lage der Nasengänge, deren Richtungsachse ungefähr einen Winkel von 45° mit der horizontalen bildet. In sie führt die hoch auf den Schädel verschobene, in die Quere sehr verbreiterte, von vorn nach hinten kurze Apertura nasalis externa. Über die Muscheln soll unten gehandelt werden. Hier sei nur angedeutet, daß die Pneumatisierung der Schädelknochen von der Nasenhöhle ausgeht und daß somit die Schleimhaut, die sämtliche Lufträume auskleidet, der Schleimhaut der Nasenhöhlen angehört.

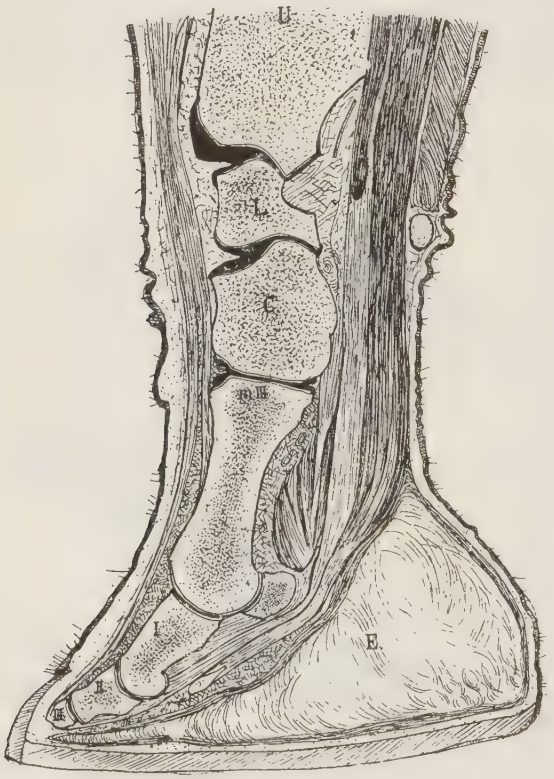


Fig. 279. Elephas maximus. Längsschnitt durch eine gefrorene Hand. *U* Ulna; *L* Lunatum; *C* Capitatum; m^{III} Metacarpale III; *I, II, III* Phalangen des 3. Fingers; *E* elastisches Polster. An das distale Ende von m^{III} schließt sich ein Sesamknochen an; dahinter liegen die Beugemuskeln. An der Vorderseite die Sehnen der Streckmuskeln.

Von den schwach opisthocölen Halswirbeln hat der Epistropheus einen konischen Processus odontoideus; der siebente hat jederseits eine Facette für die 1. Rippe und undurchbohrte Querfortsätze. Sein Processus spinosus ist sehr lang, was auch für die vorderen der 19 bis 20 Thorakalwirbel gilt und Folge ist der starken Ausbildung des Ligamentum nuchae. Von den ungefähr 20 Rippenpaaren verbinden sich nur 7 mit dem Brustbein. Das 8. bis 14. Paar schließt sich durch knorpelige Ventralstücke den vorderen Nachbarn und damit indirekt dem Sternum an (Fig. 286). Es sind 3 Lumbal-, 4 Sakral- und bis zu 31 Schwanzwirbel vorhanden. Alle postcervikalen Wirbelkörper haben flache Epiphysen, die ebenso wie die Epiphysen der Röhrenknochen erst spät, wohl nicht vor dem 20. Lebensjahre verschmelzen. Eine Clavicula fehlt; der Processus coracoideus ist klein und das Acromion hat einen nach hinten schauenden Fortsatz wie bei manchen Nagern. Ähnlich wie bei anderen Säugern von enormem Körpergewicht (Megatherium, Dinocerata u. a.) sind die Ossa ilei in transversaler Richtung

auffallend stark ausgebildet und ist das Acetabulum nach unten gerichtet. An den langen Extremitäten fällt die Länge des Humerus, namentlich aber des Femur auf, wodurch das Kniegelenk niedriger als sonst und außerhalb der Hautdecke des Rumpfes frei sichtbar zu liegen kommt. Am Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum. Die Ulna ist nicht nur vollständig entwickelt, sondern ihr distales Ende ist, einzig unter Säugetieren, umfangreicher als der Radius, der zu ihr in einer fixierten pronierten Stellung liegt.

Auf S. 414 wurde bereits auf die primitive Natur des Handskelets gewiesen. Diese äußert sich in der Anwesenheit von fünf Digiti. Ferner in der teilweise serialen Anordnung der Carpalia. Daß diese eine primär taxeopode, nicht eine sekundär erworbene ist, wie man behauptet hat, folgt aus ihrem ganzen Bau, namentlich aber aus dem Auftreten eines Centrale carpi, das erst beim jungen Tier mit dem Scaphoid verschmilzt. Übrigens bleiben alle Carpalia getrennt. Das Trapezium ist lang, metacarpaleartig. Die seriale Anordnung der Carpalia erleidet nur insofern eine Trübung, als das Lunatum sich in verschiedenem Grade bis auf das Trapezoid ausgedehnt hat. Diese Überschiebung des vergrößerten Lunatum (eine Vergrößerung, die bei Mastodon Humboldti das Lunatum sich auch auf das Hamatum ausdehnen läßt) radialwärts, ist aber gerade die inverse, die man bei Diplarthrie beobachtet (s. S. 413) und wohl nur Folge der starken Ausbildung der Ulna gegenüber dem Radius, während ja sonst bei Ungulaten das Umgekehrte statthat.

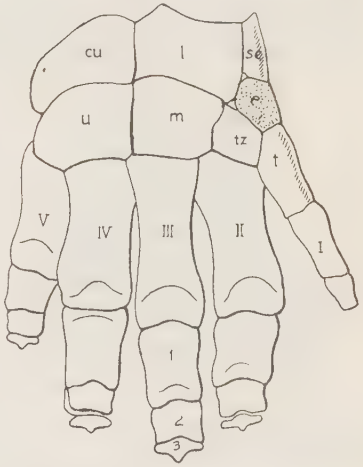


Fig. 280. Loxodonta africana (Blumenb.). Hand eines jungen Tieres; das Centrale *c* verwächst mit zunehmendem Alter mit Scaphoid *sc*; *cu* Cuneiforme; *l* Lunatum; *m* Capitatum; *t* Trapezium; *tz* Trapezoid; *u* Hamatum. Nach Leuthardt.

Das Femur ist ohne Trochanter tertius; Tibia und Fibula sind getrennt. Auch der Tarsus ist serial (kondylarthral im Sinne Copes) gebaut, indem der Talus nur mit dem Naviculare artikuliert. Der Talus ist übrigens niedrig, mit flachen Gelenkflächen; die Fibula artikuliert mit dem Calcaneus. Auch hier erinnert die Form des Entocuneiforme an ein Metatarsale.

Das auffälligste Merkmal der Elefanten-Extremität ist die Umbildung von Hand und Fuß zu den bekannten Klumpfüßen. Sie kommen schon beim Fetus von eben 6 cm Länge zum Ausdruck, obwohl bei ihnen wegen größerer Freiheit der Finger und Zehen gegenüber dem elastischen Sohlenpolster und wegen überwiegender Ausbildung der mittleren Zehe, weniger des mittleren Fingers, mehr ein perissodaktyler Zustand vorliegt. Auch ältere Feten zeigen noch eine größere Selbständigkeit der 3. Zehe. Schon vor der Geburt erscheint Hand und Fuß plantigrad. Tatsächlich hat aber erhebliche Aufrichtung vom Boden stattgehabt, so daß die Richtung der Metapodien nur wenig von der vertikalen abweicht. Die 2. und 3. Phalange ruhen noch auf dem Boden, die 1. zum Teil, sie sind aber viel zu schwach,

das Körpergewicht zu tragen. Dafür hat sich subkutan in der Sohlenfläche ein elastisches Kissen entwickelt, das ausschließlich aus elastischem Gewebe besteht (Fig. 279). Gegen dieses Polster lehnen sich die digitigraden Finger und Zehen, so daß ein Zustand entsteht, den man digitiplantigrad nennen kann. Die Nagelphalangen sind äußerst kurze, stark in die Quere verbreiterte Skeletstücke. Am Daumen, namentlich aber am Hallux, können sie ganz fehlen; besonders ersterer reicht nicht mehr bis an die Haut, so daß der entsprechende Nagel (bei Elephas maximus) ohne Beziehung ist zu einer unterliegenden Nagelphalanx.

Die Nägel (Hufe), die am I. und V. Digitus fehlen können, springen nur wenig vor, sind von rechts nach links schwach gewölbt, liegen proximalwärts in einem halbmondförmigen Falz der Haut und sind nach dem Boden zu gerade abgerieben. Hier schließt sich an sie die verhornte Sohlenhaut, welche sämtliche Finger einer Extremität zu einer Masse vereinigt, ähnlich wie bei Rhinoceros. An die Mesaxonia erinnert, daß die Extremitätenachse durch den III. Digitus geht, indem dieser der längste ist.

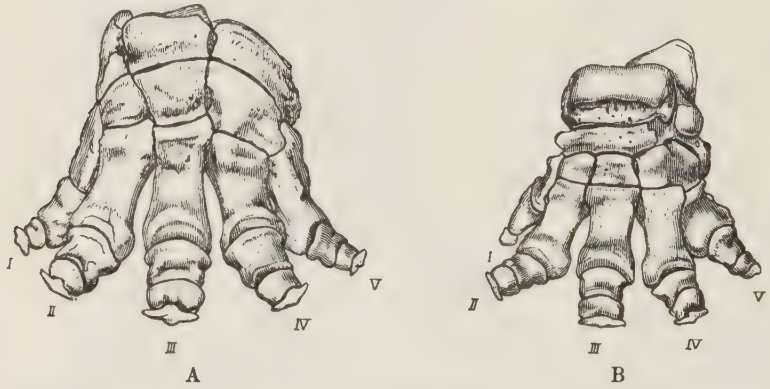


Fig. 281. Elephas maximus L. A Hand-, B Fußskelet. Nach O. C. Marsh.

Die Anpassung der Extremitäten an das enorme Körpergewicht, die in den Klumpfüßen, in den breiten Darmbeinen, in der Stellung der Gelenkpfanne des Beckens zum Ausdruck kommt, äußert sich nicht minder auffällig in der senkrechten Stellung des langen Humerus und des noch längeren Femur, wodurch die Winkelstellung der Segmente der Extremitäten eine unbedeutende wird (vgl. I, S. 150). Sie wird im Ellenbogengelenk der Vorderextremität bei Schreitbewegung in ihr Gegenteil verkehrt, insofern als beim Vorsetzen des Beines der Humerus aus dem Gelenk subluxiert und bereits von außen sichtbar, dem Gelenk eine Konvexität nach vorn gibt. Diese Steilstellung der Extremitäten kommt nach Osborn auch bei Dinocerata, entsprechend ihrem großen Körpergewicht, ähnlich zum Ausdruck.

Das Gehirn erreicht unter Landsäugetieren das höchste absolute Gewicht. Hervorgehoben zu werden verdient die fortgesetzte Zunahme desselben bei diesen erst spät erwachsenen Tieren, die aus folgenden Zahlen vom indischen Elefanten erhellt [M. Weber 1898]:

Gewicht des Köpers	des Gehirns	Ratio	Verhältnis in %
240 000 g	2040 g	1 : 117	0,8 (nach Dexler)
467 711 „	3756 „	1 : 125	0,8
2047 000 „	4660 „	1 : 439	0,23
3048 000 „	5430 „	1 : 560	0,17

Diese hohe Cephalisation, die sich sogar noch bedeutend über die der anthropomorphen Affen erhebt, verdankt der Elefant nach E. Dubois seinem Rüssel, der eine Greif- und Tasthand geworden ist mit besonderen spezifischen „Energien" neben dem feinen Geruchssinn. Die Hemisphären zeichnen sich aus durch starke Lobi temporales, wodurch dieselben hinten sehr verbreitert sind. Die Fissura Sylvii ist tief, die Furchung des Pallium sehr kompliziert. Ihr gegenüber fällt um so mehr das primitive Merkmal auf, daß das Kleinhirn fast ganz unbedeckt ist. Letzteres fällt ferner auf durch seine bedeutende Größe.

Am kleinen Auge, dessen Größe ungefähr dem des Rindes gleichkommt, fehlen dem Lidapparat die Puncta lacrymalia und ein Tränenkanal durch-

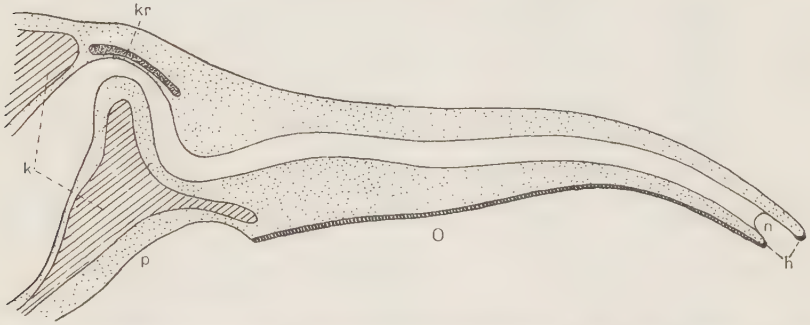


Fig. 282. Längsschnitt durch den Rüssel von Elephas maximus. Nach Boas u. Paulli. *h* Hautdecke; *k* Schädelknochen; *kr* Rüsselknorpel; *n* Nasenloch; *o* gestrichelte Hautdecke der Oberlippe. (Vgl. Bd. I, Fig. 163.)

aus, wohl aber wird eine kleine Tränendrüse angegeben. Eine Nickhautdrüse ist vorhanden und öffnet sich auf der Fläche des dritten Augenlides. Ebenso wie das obere Augenlid durch einen Levator palpebrae geöffnet wird, so geschieht dies mit den unteren durch einen Depressor palpebrae, der zusammen mit den Musculi recti und obliqui entspringt und am Tarsalknorpel des Lides sich ansetzt. Einzig unter Säugern wird die Nickhaut durch tiefe Fasern des Musculus orbicularis oculi quer vor das Auge gezogen. Ein Antagonist fehlt, ebenso wie ein Musculus choanoides.

Vom auffälligsten Merkmal, dem Rüssel, wurde schon in Bd. I auf S. 219 dargelegt, daß er sich, gleichwie der vom Tapir, strukturell durchaus von der Rüsselbildung anderer Säuger unterscheidet. Bei letzteren wird der ganze Rüssel durch Nasenknorpel gestützt und ist nur Tastorgan. Bei den beiden anderen ist der Knorpel nur basal entwickelt; im übrigen besteht der Rüssel nur aus Weichteilen (Fig. 282). Beim Elefanten ist die Muskulatur, die sich ungezwungen von der bekannten Gesichtsmuskulatur herleiten läßt, und zwar aus der vorderen Schnauzenregion, die eine höhere Differenzierung erlangt hat, in der Weise entwickelt, daß Boas und Paulli den Rüssel mit der Zunge vergleichen. Er ist in erster Linie Greiforgan von großer Kraft und Beweg-

lichkeit, durchzogen durch die beiden Nasenkanäle. Ihr trennendes Septum endigt kurz vor dem Rüsselende, so daß ihre gemeinsame Ausmündung lippenartig umrandet wird, mit einer längeren dorsalen fingerartigen Verlängerung beim indischen Elefanten, mit einer kürzeren dorsalen und ventralen beim afrikanischen. Hierdurch wird das Rüsselende Greiforgan für kleine Objekte und behält gleichzeitig seine Tastfunktion. Aufgebaut aus Oberlippe und äußerer Nase setzen sich die Nasenkanäle des Rüssels in die beiden knöchernen Nasengänge fort, deren Richtung ungefähr einen Winkel von 45° mit der horizontalen des Schädels, wie er im Leben getragen wird, bilden. Das Rüsselseptum setzt sich in die knorpelige und weiterhin in das in gewohnter Weise aus Vomer und Mesethmoid aufgebaute knöcherne Septum fort. Bekanntlich trinkt der Elefant, indem er seinen Rüssel mit Wasser füllt und dies in die Mundhöhle spritzt. Dies geschieht durch Erweiterung der Nasenkanäle infolge Kontraktion der radialen Fasern des gewaltigen Musculus rectus nasi [Boas u. Paulli].

Beim indischen Elefanten finde ich (1898) im vorderen Nasenraum ein einfach gewundenes Maxilloturbinale mit unbedeutender Einrollung. Die mediale Reihe der Ethmoturbinalia besteht aus fünf Riechwülsten, von denen der hinterste durch Teilung in drei sich zerlegt hat, so daß 7 Riechwülste vorliegen. Daß der erste (vorderste): das Nasoturbinale, sich nicht wie sonst, durch andere Lagerung und nur unbedeutend durch größeres Ausmaß auszeichnet, mag Folge sein der Verkürzung und Aufrichtung der Nasengänge, verursacht durch enorme Ausbildung des intermaxillaren und maxillaren Teils des Schädels zur Aufnahme der Stoßzähne. Neben diesen Endoturbinalia finden sich zahlreiche Ectoturbinalia, von denen Paulli bei Elephas africanus 19 antraf. Es sei daran erinnert, daß unsere Tiere ausgezeichnet sind durch ihren Spürsinn (I, Fig. 35).

Die abgeflachten Ohrmuscheln erreichen namentlich beim afrikanischen Elefanten außergewöhnliche Größe.

Von den Gehörknöcheln erlangt der Hammer die bedeutendste Größe unter Landsäugetieren. Nach Doran bietet er einzelne Vergleichspunkte mit den Rodentia, was auch für den Amboß gilt.

Das Gebiß der heutigen Elefanten ist ausgezeichnet durch einzigartige Spezialisation neben weitgehender Rückbildung, die sich beide unzweideutig aus dem ursprünglichen Verhalten der Vorfahren, wie sie die Darlegung der Vorgeschichte auf S. 459 vorführt, herleiten lassen. Sie hebt an mit dem obereocänen †Moeritherium mit der Gebißformel $\frac{3.\,1.\,3.\,3}{2.\,0.\,3.\,3}$. Die Molaren besaßen 4 Höcker zu je 2 Querjochen verbunden (bilophodont); die I_2 oben und unten waren zu Stoßzähnen verlängert. Weitere Rückbildung führte zum Schwunde von C und zu nur einem Paar Stoßzähnen oben und unten, die I_2 entsprechen, und noch in verschiedenem Grade bandförmige, somit unvollständige Schmelzbedeckung besaßen, auch gewechselt wurden, wie das Gebiß überhaupt. Hieraus ging der Zustand der heutigen Elefanten hervor, bei denen sich im Zwischenkiefer ein bei der Geburt völlig ausgebildeter, verhältnismäßig kleiner, aber bereits stoßzahnartiger I, der nach dem ersten Jahre abgeworfen wird, vorfindet. Nach innen von dessen leerer Alveole erscheint gegen das zweite Jahr der definitive I, der, von persistenter Pulpa stets weiter wachsend, beim afrikanischen Elefanten bis zu 3 m lang werden kann und schließlich für seine Alveole Platz im Oberkiefer suchen muß. Diese Stoßzähne, die beim Männ-

chen stärker entwickelt sind, können z. B. bei der ceylonesischen Rasse des indischen Elefanten fehlen. Sie haben nur an ihrer Spitze einen bald abgeriebenen Schmelzüberzug und liefern das beste Elfenbein, auf dem Querschnitt ausgezeichnet durch strukturelle Anordnung, wie die sich schneidenden Kurven auf dem Deckel einer Taschenuhr. Dieses System von Linien, die sich von rechts und links her unter spitzem Winkel mit den Mantellinien des Pulpakegels und gegenseitig kreuzen, sind nach Gebhardt in der Pulpaoberfläche entstanden und wahrscheinlich ausgelöst durch mechanische Beanspruchung des Zahnes.

Fig. 283. a Rechter Milchincisivus von Loxodonta africana. Nach Pohlig. b Linker abgeworfener Milchincisivus von E. maximus. Nach Corse.

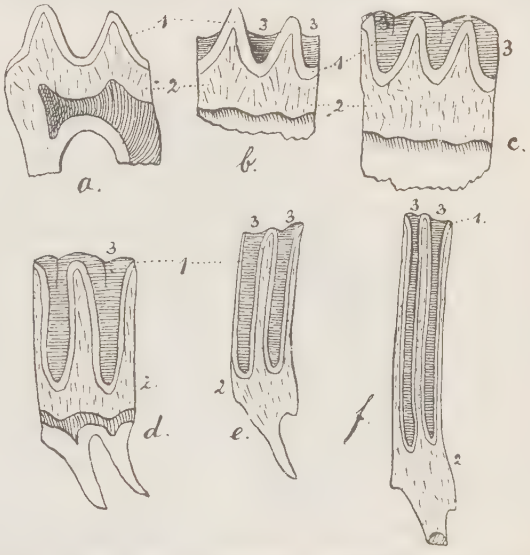


Fig 284. Diagramme von Stücken von Backenzähnen zur Darstellung, wie die Querjoche allmählich höher werden, schließlich einen lamellären Charakter annehmen und wie die Täler zwischen ihnen sich mit Zement (*3*, gestrichelt) füllen und den Schmelz (*1*, weiß zwischen doppeltem Kontur) bedecken. Das Dentin (*2*) ist durch zerstreute Striche angedeutet. a Mastodon americanus; b Stegodon ganesa; c Elephas insignis; d E. planifrons; e E. hysudricus; f E. maximus. Nach Cope.

Auffällender noch ist die Umbildung der Backenzähne, von denen die lebenden Arten in jedem Kiefer nur 6 haben, die von vorn nach hinten in Größe und Komplikation zunehmen, niemals gleichzeitig in Funktion sind, einander vielmehr während des Lebens des Individuums von vorn nach hinten folgen, indem nach Abnutzung eines vorderen der hintere an die Reihe kommt, wobei jedesmal nur einer und das vordere Stück des darauffolgenden in Gebrauch sind. Letzterer ist dies stets mehr in dem Maße als der vordere mehr abgeschliffen wird. Die drei letzten Backenzähne sind die wahren Molaren, die drei vorderen aber die Milchmolaren 2, 3 und 4, so daß die typische Formel der Backenzähne: Pd $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ lautet. Bei recenten Elefanten werden nämlich die drei resp. vier Milchmolaren nicht vertikal ersetzt. Vertikaler Ersatz hatte aber noch bei den Mastodonten statt, bei denen allerdings mehr oder weniger funktionslose 2 bis 3 P noch auftraten.

Bei den primitiveren Formen hatten die Backenzähne eine geschlossene Wurzel und niedrige Krone mit 2—3 großen, mit dickem Schmelz überdeckten Querjochen, die späterhin zahlreicher werden (Mastodon), übrigens aber den lophodonten Typus bewahren. Bei noch späteren Formen wird die Krone höher, während sich die Wurzel stets später schließt, auch nimmt, namentlich in den hinteren Zähnen, die Zahl der Querjoche zu. Gleichzeitig auch ihre Höhe, so daß sie einen lamellären Charakter annehmen. Die zwischen diesen Dentinlamellen stets tiefer werdenden Täler füllen sich erst in der Tiefe, später ganz mit Zement. So besteht schließlich der Zahn des Mammut und indischen Elefanten aus bis zu 37 Dentinlamellen

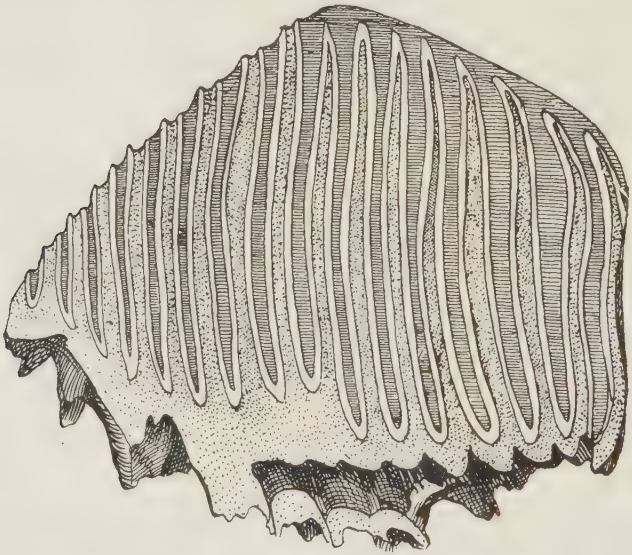


Fig. 285. Backenzahn von Elephas maximus im Medianschnitt. Der Vorderteil der Krone ist bereits schräg abgekaut. Die Schmelzlamellen, zwischen denen das gestrichelt dargestellte Zement liegt, reichen bis zur Wurzel. Das Dentin ist punktiert angegeben.

mit dünnem Schmelzüberzug, die durch dicke Zementschichten miteinander verbunden sind.

Gegenüber der von uns vertretenen Auffassung der Morphogenese der Backenzähne als einer Differenzierung und Spezialisierung ursprünglich buno-lophodonter Zähne, wie sie im Abschnitt über die Vorgeschichte (S. 471) in ihrem phylogenetischen Werdegang überzeugend dargelegt wird, sind auch andere Anschauungen zum Ausdruck gekommen. Namentlich Röse vertritt die Auffassung, daß der komplizierte Backenzahn keine Zahneinheit ist, sondern das Resultat einer tatsächlichen Konkreszenz. Er geht darin noch weiter als Corse, der die bekannten Lamellen, die ihrerseits wieder aus 4—8 Kegelspitzen (Denticuli) zusammengesetzt sind und im jugendlichen Elefantenzahn die späteren Querjoche vertreten, für Zahnindividuen hielt, die durch Zement zum zusammengesetzten Backenzahn vereinigt werden. Röse erblickt nämlich in diesen fingerförmigen Denticuli oder Digitellen [Pohlig], die je eine besondere Papille haben sollen,

den Einzelzahn, der einem Reptilienzahn entsprechen soll. Die 4—6 Digitellen im Unter- und die 5—6 im Oberkiefer des indischen Elefanten z. B. setzen dann die Zahnlamellen zusammen. Und da der letzte Backenzahn derer bis zu 24 hat, wäre er theoretisch das Produkt einer Verschmelzung von etwa 120 Reptilienzähnen, deren Papillenanlagen zu den Papillen der Dentinlamellen verschmelzen, die ihrerseits mit ihren Wurzelenden zur Bildung des Zahnes verwuchsen. Abgesehen von ihrem theoretischen Inhalt, übersieht diese Hypothese, die von den Hartgebilden ausgeht, daß Verschmelzung solcher Hartgebilde ein normaler Vorgang ist aller mehrhöckerigen Zähne.

Abweichend hiervon geht Bolk als erster von der Ontogenese der Weichteile eines Embryo aus und erklärt seine Befunde durch seine Dimertheorie. Danach scheint die Entwicklung der Molaren anders zu verlaufen als sonst bei Säugern, insofern es nicht zur Anlage eines gesonderten Schmelzorgans kommt und die Zahnleiste selbst die Anlage des Zahnes besorgt. Hierbei differenziert sich, soweit dem einzigen Stadium zu entnehmen ist, der vordere Teil des Zahnes zuerst, der hintere folgt später, wobei das Schmelzorgan von vorn nach hinten wächst. Daneben soll es aber auch lingual-bukkalwärts wachsen, wobei der linguale Abschnitt als der ältere erscheint. Hier liegt also das produktive Ende, dem neue Dentitionen entsprossen zur Bildung der einzelnen Lamellen, die je einem Reptilienzahn entsprechen und den definitiven Molar zusammensetzen. Nun liegen aber die Lamellen hintereinander in der Längsachse des Kiefers. Der Molar muß daher um 90° gedreht sein, und zwar durch eine Umlagerung der Wachstumspotenzen, nicht durch eine reelle Drehung, wodurch sein Vorderrand dem bukkalen Rande der übrigen Säugerzähne homolog sei. In toto ist er diesen nicht homolog, wohl aber seine zwei vordersten Lamellen; die übrigen sind neuer Zuwachs. Der Elefantenmolar als solcher entspräche einer Zahnfamilie der Reptilien, jeder seiner Lamellen einem Glied dieser Familie, d. h. einem Reptilienzahn.

Die Elefanten sind ausschließlich herbivor und nähren sich von Gräsern, Früchten, Blättern und zarteren Zweigen, die mit dem Rüssel gepflückt und dem Munde zugeführt werden. Dessen Eingang ist auffallend eng. Dem harten Gaumen fehlen Gaumenleisten. Vorn hat er die beiden Öffnungen der Stensonschen Gänge. Der Isthmus faucium ist gleichfalls äußerst eng. Falls die Lage der Epiglottis gewöhnlich eine retrovelare (intranariale) ist, so nimmt sie offenbar sehr leicht eine prävelare (extranariale) an. Zwischen ihr und der Zungenwurzel, überwölbt durch den weichen Gaumen und die Arcus palato-pharyngei, ist bei erwachsenen Elefanten eine umfangreiche, kaudalwärts gerichtete „pharyngeale Tasche" beobachtet worden, die aber nichts gemein hat mit der in Bd. I auf S. 282 genannten Bursa pharyngea.

Die dicke Zunge ist mit zarten Papillae filiformes und sparsamen P. fungiformes bedeckt. Sie hat vier bis sechs im Halbkreis orientierte umwallte Papillen und am Zungenrande Papillae foliatae.

Neben den gewohnten Mundhöhlendrüsen kommen den Elefanten auch Bukkaldrüsen zu in der Schleimhaut an der Kieferecke.

Der einfache, quer verlängerte Magen mit kardialem Blindsack hat eine Drüsenanhäufung an der kleinen Kurvatur. Der Darm ist von primitivem, einfachem Bau, dem jede Spezialisierung des eigentlichen Ungulaten-Darmes abgeht. Seine Länge schwankt nach den Angaben bedeutend; sie mag für den dünnen Darm etwa 9—11, für den dicken etwa 5—7 m

betragen. Nach Mitchell steht er dem Darm der Sirenia am nächsten, abgesehen vom Coecum, das lang und sakkuliert ist. Der einfach gebauten Leber mit Andeutung von 2 Lappen in ihrer rechten Hälfte fehlt eine Gallenblase.

Die Lunge stellt zwei einfache Säcke dar mit geringer Andeutung früherer Lappenbildung, von der der Lobus impar noch am deutlichsten ist. Einzig unter Säugern[1]) sind die Pleurahöhlen schon vor der Geburt obliteriert, durch Verklebung ihres parietalen und visceralen Blattes durch elastisches Gewebe. Die Lungen sind dadurch ihrer Umgebung allseitig angeheftet, am ausgiebigsten dem Diaphragma. Dessen Schiefstand, wodurch seine Kuppel bis zur 4. [Ruge] oder 2.—3. Rippe [Todd] reicht, beschränkt die Brusthöhle auf einen verhältnismäßig kleinen Raum. Die Atmung ist eine fast ausschließlich diaphragmatische, indem die Lungen den Exkursionen des mit ihnen eng verbundenen Diaphragma folgen. Todd bringt diesen merkwürdigen Bau der Atmungsorgane in Verbindung mit der Atmung durch einen Rüssel.

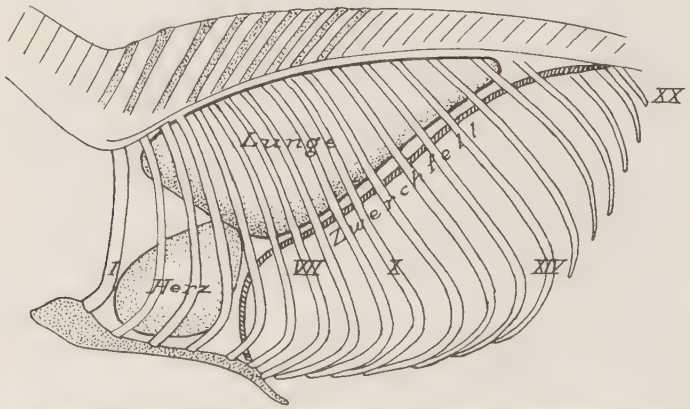


Fig. 286. Linke Seitenfläche des Brustkorbes von Elephas maximus. Nach G. Ruge. Die Lage von Zwerchfell, linker Lunge und Herz ist in den Brustkorb eingetragen.

Als primitiverer Zustand erhalten sich zwei obere Venae cavae.

Bezüglich der Nieren gehen die Angaben über deren Lappenbildung sehr auseinander, da 2 bis 10 Lobuli angegeben werden. Abgesehen von individuellen Unterschieden, scheint sich dies aus dem Alter der Tiere zu erklären. Mit dessen Zunahme wird die Oberfläche der Niere einfacher, glatter. Innen aber hat keine Mündung der Nierenkanäle auf gesonderten Papillen statt, sondern in verschiedener Höhe des Nierenbeckens [Camper]. Der ventralen Fläche der Nieren liegen zeitlebens die Testikel an (I, Fig. 286). Sie sind mit dem Nebenhoden in einer dicken Peritonealfalte eingehüllt, die, am Hilus der Niere fixiert, nur geringe seitliche Verlagerung der Testikel zuläßt. Jede Andeutung fehlt, daß etwa bei Vorfahren Descensus testiculi statthatte. Die in einer Peritonealfalte eingeschlossenen Vasa deferentia schwellen zu einer Ampulle an, ehe sie zusammen mit den umfangreichen

1) Nach Beddard (Proc. Zool. Soc., London 1909, S. 161) sollte dies auch bei Tapirus der Fall sein. Ich konnte das bei einem 90 cm langen Exemplar von T. americanus nicht bestätigen; es handelte sich in Beddards Fall wohl um eine pleuritische Verklebung.

Glandulae vesiculares ausmünden. Weit kleiner sind die beiden Glandulae prostaticae. Urethraldrüsen fehlen [Oudemans]. Cowpersche Drüsen sind vorhanden; desgleichen eine Vagina masculina, aber in äußerst verschiedenem Grade der Ausbildung.

Der lange Penis, dem ein Penisknochen fehlt, liegt in nicht erigiertem Zustande in doppelter S-förmiger Biegung in der weiten Penisscheide, die sich weit nach vorn öffnet. Er hat eine echte, durch das Corpus cavernosum urethrae gebildete, subzylindrische Glans.

Der weibliche Geschlechtsapparat hat zu verschiedener Auffassung Anlaß gegeben. An ihm fällt zunächst der äußerst lange Urogenitalkanal auf, dessen Urogenitalöffnung nach unten und einigermaßen nach vorn gerichtet ist, so daß der Urin auch in dieser Richtung entlassen wird. Bei der Kopulation wird aber diese Öffnung nach hinten verlagert und kommt unterhalb des Anus zu liegen. Am proximalen Ende des Urogenitalkanals, dort wo die Urethra in ihn eintritt, hat derartige Verengerung statt, daß Eindringen des Penis in den nächsten Abschnitt, in die eigentliche Vagina, ausgeschlossen ist. In diese Vagina münden die beiden Uteruskanäle meist so, daß sie sich kurz vorher zu einem gemeinschaftlichen Kanal vereinigen, der mit einfacher Mündung in die Vagina sich öffnet und somit einem kurzen Corpus uteri entspricht. Damit wäre der Uterus ein Uterus bicornis, jedoch mit der Besonderheit, daß seine beiden Hörner äußerlich über eine längere Strecke zu einem Strang vereinigt sind. Ferner scheint im virginalen Zustande vollständige Trennung bestehen zu können, so daß ein Uterus duplex vorliegt [Watson].

Die Placenta erinnert oberflächlich an die zonale der Carnivora, weicht im Wesen aber durchaus davon ab, da die zonale Anheftung nur teilweise, wenn auch zum größten Teil, deciduat ist. Daneben hat das zylindrische Chorion zwei weitere Anheftungen an den Polen durch diffuse Zotten, die durchaus adeciduat sind. Nach Assheton gehört sie den Placenten der Ungulata vera an mit Beziehungen zu den Sirenia. Die Tragezeit dauert ungefähr 22 Monate. Ein vollkommenes Junge wird geboren, das gleich der Mutter folgt, zwischen deren Beinen Schutz sucht und während der ersten 6 Monate mit dem Maule saugt, wobei es den Rüssel zurücklegt.

Diagnose. Die recenten Proboscidea sind spärlich behaarte, hochbeinige herbivore Ungulaten, mit kurzem Halse; die Nase und Oberlippe bilden einen langen, beweglichen Rüssel. Die digitigraden Extremitäten haben fünf, zu einem Klumpfuß vereinigte Digiti mit kleinen Hufen; Carpalia und Tarsalia sind im Hauptsache serial angeordnet; erstere enthalten in der Jugend ein freies Centrale. Tibia und Fibula, Ulna und Radius sind vollständig und unverschmolzen, letzterer ist dauernd proniert. Clavicula, Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius fehlen. Im Gebiß $I\frac{1}{0}$ $C\frac{0}{0}$ Pd $\frac{2.3.4}{2.3.4}$ M $\frac{1.2.3}{1.2.3}$, werden die oberen I gewechselt; die bleibenden I sind permanent wachsend, konisch und haben eine bald abgeriebene Schmelzspitze. Von den sechs Backenzähnen in jeder Kieferhälfte sind die drei vorderen die Milchmolaren. Nur je zwei sind gleichzeitig in Gebrauch; nach Abnutzung hat Ersatz von hinten her statt. Sie sind groß, bestehen aus hohen, mit Schmelz bedeckten Dentinlamellen, zwischen

denen Zement sich ablagert. Magen einfach. Sakkuliertes, langes Coecum. Zwei Venae cavae anteriores. Testes abdominal; Uterus bicornis; Placenta gürtelförmig und deciduat, daneben mit adeciduaten diffusen Anheftungen an den Chorion-Polen. Zitzenpaar pektoral.

Taxonomie.

Die beiden Arten, die sich bis in die Jetztzeit in der Alten Welt erhielten, wurden früher dem einzigen Genus ELEPHAS L. zugeteilt. Dieser Name wird gegenwärtig meist nur für den indischen Elefanten *E. maximus* L. (E. indicus L.) gebraucht. Er hat fünf Hufe vorn und vier hinten, konkave Stirn, mittelgroße Ohrmuscheln und fingerförmige Verlängerung der dorsalen Rüsselspitze. Die sechs Backenzähne haben von vorn nach hinten 4, 8, 12—13, 12—14, 16—18, 18—24 parallele, schmale Dentinlamellen. Diese, in Indien gezähmte Art, bewohnt die Waldregion von Südost-Asien, sowie Ceylon und Sumatra, die Exemplare in Borneo sind eingeführt und verwildert. Die insulare Form von Sumatra wird zuweilen als eigene Art: *E. sumatranus* Schleg. betrachtet.

Der afrikanische Elefant LOXODONTA F. Cuv. hat konvexe Stirn, sehr große Ohren, zwei gegenübergestellte Lippen am Rüsselende und Backenzähne, die von vorn nach hinten 3, 6, 7, 7, 8, 10, somit weit weniger zahlreiche, rautenförmige Lamellen mit dickem Schmelzüberzug haben. Die Art *L. africana* Blumenb. zerfällt in eine süd- und ostafrikanische Gruppe mit hinten nur 3 Hufen, die Ohren mit niederhängendem Lappen mit den geographischen Rassen *cavendishi* Leyd., *peeli* usw. und in eine westafrikanische Gruppe mit hinten 4 Hufen, die Ohren oval oder rund (*cottoni* Leyd., *cyclotis* Matschie). Er bewohnt die Wald- und Steppengegenden Afrikas südlich von der Sahara.

Vorgeschichte der Proboscidea.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Während die Rüsseltiere in der Gegenwart nur durch zwei Arten vertreten sind, die sich auf zwei Gattungen verteilen (Loxodonta africana Blbch., der afrikanische Elefant, und Elephas maximus L., der indische Elefant) und in ihrer geographischen Verbreitung sehr stark eingeschränkt sind, liegen uns sehr viele fossile Reste vor, die sich auf eine große Anzahl verschiedener Gattungen und Familien verteilen und aus ihrer weiten Verbreitung zeigen, daß die Rüsseltiere den Höhepunkt ihrer Entwicklung in der Tertiärzeit und Plistocänzeit erreichten, jetzt aber im Niedergange begriffen sind.

Die ältesten Reste von Proboscidiern sind aus dem oberen Eocän Ägyptens (obere Mokattamstufe) bekannt geworden. Sie verteilen sich auf die beiden Familien der †Moeritheriidae und der bis jetzt nur ungenügend bekannten †Barytheriidae, die von manchen Autoren zum Range einer eigenen Ordnung erhoben wurden, aber doch dem Kreise der Proboscidier selbst anzugehören scheinen.

1. Familie: †**Moeritheriidae.** — Die einzige Gattung †*Moeritherium* Andr., von der bisher folgende Arten unterschieden worden sind: M. Lyonsi Andr. und M. gracile Andr. aus dem obereocänen Qasr-el-Sagha Beds des Fayûm, M. trigonodon Andr. und M. Andrewsi Schlosser aus den unteroligocänen, fluviomarinen Schichten des Fayûm (ein einzelner oberer Molar eines Moeritherium sp. ist im unteren Aquitanien von Khajuri in Ost-Indien gefunden worden) umfaßt die kleinsten bekannten Proboscidier, da ihre Größe die eines Tapirs nicht oder kaum überschritten hat. Der Schädel ist durch eine bedeutende Längenausdehnung des cranialen Abschnittes gekennzeichnet, die Augenhöhlen liegen sehr weit vorne und daher wird Moeritherium als „brachyoper" Typus den übrigen „dolichopen" Proboscidiern gegenübergestellt [Osborn]. Wahrscheinlich besaß Moeritherium keinen Rüssel. Die Gesamtform des Schädels erinnert an die der Sirenen; mit den übrigen Proboscidiern scheinen keine direkten genetischen Beziehungen zu bestehen, wie zuerst von Andrews und anderen angenommen worden war. Die Moeritheriiden sind jedoch auch nicht als Ahnenformen der schon in älteren Bildungen auftretenden Sirenen zu betrachten, sondern dürften mit ihnen nur näher verwandt sein als die übrigen Proboscidier, deren verwandtschaftliche Beziehungen zu den Seekühen schon seit längerer Zeit festgestellt worden sind.

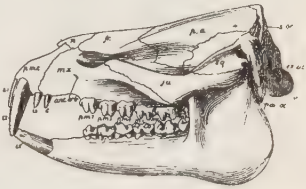


Fig. 287. Schädel von Moeritherium Lyonsi, rekonstruiert. Obereocän des Fayûm, Ägypten. $^1/_{10}$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews.

Von allen Proboscidiern besaß Moeritherium das vollständigste Gebiß; es hat die Formel $\frac{3.1.3.3}{2.0.3.3}$ und zwar sind die oberen und unteren I_2 zu Stoßzähnen ausgebildet. Die Molaren sind vierhöckerig und zweijochig (bilophodont). Die Untersuchungen Schlossers über das Extremitätenskelet haben ergeben, daß Astragalus und Calcaneus außerordentlich primitiv sind. Obwohl der Calcaneus von Moeritherium dem von †Palaeomastodon aus dem Unteroligocän im ganzen schon recht ähnlich ist, unterscheidet er sich namentlich durch die Schmalheit des Tuber und durch die schräge Stellung der ektalen Astragalusfacette. Ferner liegt die Fibularfacette genau in der Verlängerung des Tuber, bei Palaeomastodon dagegen bereits auf einem neugebildeten seitlichen Vorsprung. Der Astragalus besitzt zwar schon alle Kennzeichen des Proboscidier-Astragalus, aber sein Hals ist noch lang und dementsprechend ist auch die Länge der Sustentacularfacette eine bedeutendere. Die Gelenkung zwischen der Fibula und dem Astragalus von Moeritherium ist ausgedehnter als bei den übrigen Proboscidiern, während die Tibialfacette, wenigstens ihr innerer Abschnitt, noch kürzer und die Artikulation mit dem Malleolus der Tibia beschränkter ist. Während bei den Elephantiden das Naviculare zwischen Astragalus und Cuboid vorgeschoben erscheint, greift es bei Moeritherium nur wenig zwischen beide ein.

Bis jetzt ist es nicht möglich, die Moeritheriiden mit den †Protungulaten in engere Beziehungen zu bringen, wie Schlosser (1911) dargelegt hat. Gerade die Beschaffenheit des Tarsus, speziell des Astragalus, zeigt, daß die Entstehung der Proboscidier sehr weit in der Erdgeschichte zurückliegen muß. Am wahrscheinlichsten ist es, daß die Proboscidier mit den

Sirenen und Hyracoidea in engeren verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Ebenso ist es nicht sicher, wo wir die Urheimat der Proboscidier zu suchen haben. Bis jetzt wird meist angenommen, daß sie in Afrika zu suchen ist.

2. Familie: +**Barytheriidae.** — Diese Familie wird durch eine einzige Gattung und Art, +Barytherium grave Andr., aus den obereocänen Qasr-el-Sagha Beds des Fayûm vertreten, von der nur unvollständige Reste (Unterkiefer, dürftige Schädelfragmente, einzelne obere Zähne und die Bezähnung des Unterkiefers, Teile des Armes und ein Rest des Femurs) bekannt sind. Der untere Stoßzahn ist schräg nach vorne gerichtet und durch ein weites Diastem von P_2 getrennt. Der obere P^3 und P^4 besitzen nur ein dickes Querjoch, die unteren P und alle M sind dagegen bilopho-

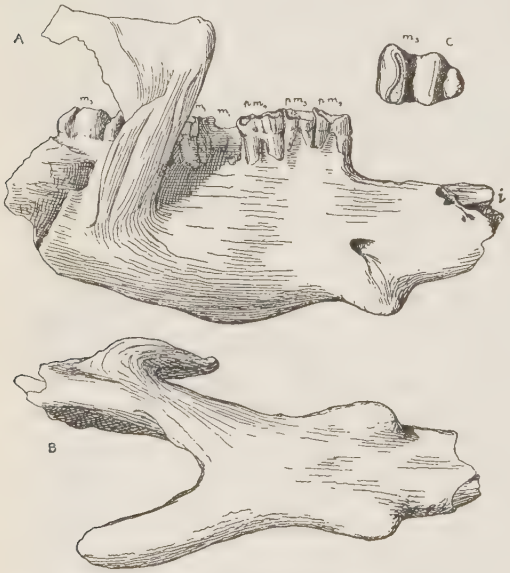


Fig. 288. Barytherium grave Andrews. Obereocän des Fayûm, Ägypten. A Unterkiefer von rechts, B von unten, C unterer linker M_3. $^1/_9$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews.

Fig. 289. Barytherium grave Andrews. Aus dem Obereocän des Fayûm, Ägypten. Linker Humerus, stark verkleinert. Nach C. W. Andrews.

dont und erinnern in ihrer Gesamterscheinung sehr an die Molaren von +Dinotherium. Der letzte untere M ist dreijochig. Am Humerus fällt die starke Ausdehnung in transversaler Richtung auf, ebenso wie die kräftige Entwicklung aller Muskelleisten und Insertionsstellen. In seiner Gesamtform erinnert der Humerus etwas an den der +Amblypoden, was zur Annahme von verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Barytheriiden und der genannten Gruppe geführt hat, die aber wahrscheinlich nur auf konvergenten Anpassungserscheinungen beruhen. Auch im Radius sind verschiedene Anklänge an bei den Amblypoden ausgebildeten Typus zu beobachten (Andrews). Bei der ungenügenden Kenntnis vom Schädelbaue und dem übrigen Skelet läßt sich einstweilen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Barytheriiden kein sicheres Urteil abgeben.

3. Familie: +**Dinotheriidae.** — Die nur durch eine Gattung, +*Dinotherium* Kaup, repräsentierte Familie stellt einen einseitig spezialisierten Seiten-

zweig der Proboscidier dar, der durch eine Reihe von Eigentümlichkeiten gekennzeichnet ist. Die zuerst bekannt gewordenen Backenzähne wurden anfänglich für solche von Tapiren gehalten [Cuvier]; 1829 wurde ein Unterkiefer, 1835 der berühmte, 1,26 m lange Schädel von +Dinotherium giganteum im Unterpliocän von Eppelsheim bei Mainz gefunden, der sich jetzt im Britischen Museum in London befindet (Fig. 290). Später sind in miocänen und unterpliocänen Ablagerungen Europas zahlreiche weitere Reste von Dinotherium gefunden worden, so daß der Skeletbau in den Grundzügen als bekannt gelten kann.

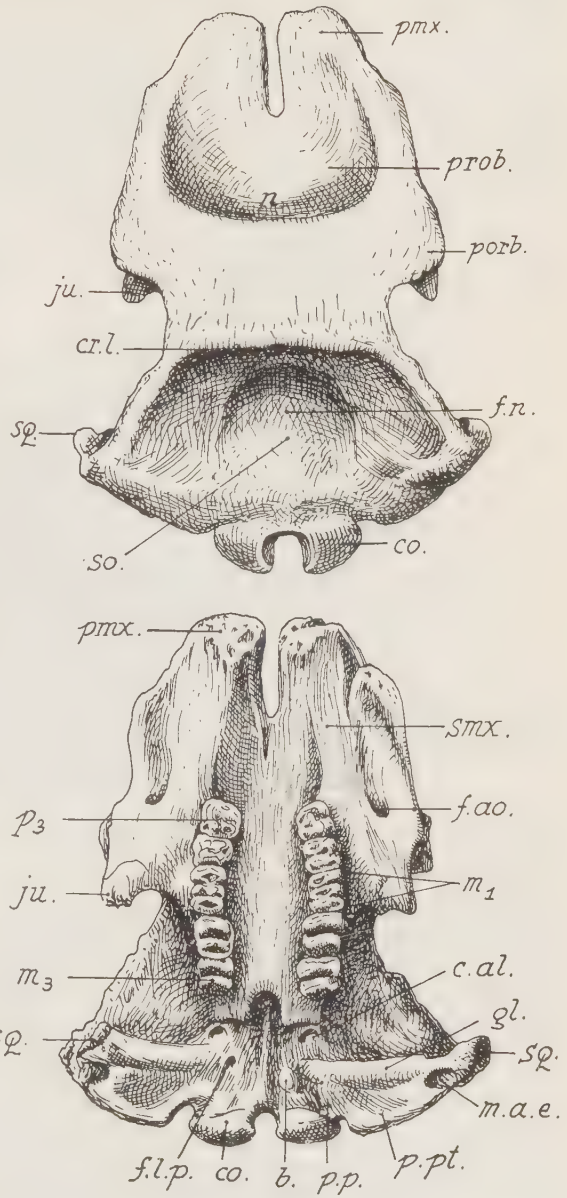


Fig. 290. Dinotherium giganteum Kaup. — Unterpliocän von Eppelsheim bei Mainz. Original Kaups (im Brit. Mus. Nat. Hist. London). Schädel von oben und unten gesehen, sehr stark verkleinert. Nach C. W. Andrews. *b* Basioccipitalhöcker; *c.al* Canalis alisphenoidalis; *co* Condylus occipitalis; *cr.l* Crista lambdoidea; *f.ao* Foramen antorbitale; *f.l.p* Foramen lacerum posterius; *f.n* fossa nuchalis; *gl* Cavitas glenoidalis (Unterkiefergelenk); *ju* Jugale; m_1, m_3 erster und dritter Molar; *m.a.e* Meatus auditorius externus; p_3 dritter Prämolar; *p.p* Processus paroccipitalis; *p.pt* Processus posttympanicus; *pmx* Praemaxillare; *porb* Postorbitalprozeß des Frontale; *prob* Muskelgrube für den Rüsselansatz; *smx* Supramaxillare; *so* Supraoccipitale; *sq* Squamosum.

Im Schädel fallen zunächst die Condylen durch ihre Größe und ihr starkes Hervorragen über die Hinterhauptsfläche auf. Die Oberseite des Schädels ist flach und die Hinterhauptsschuppe ist sehr schräge nach vorne geneigt, so daß sie in sehr kleinem Winkel zur Gaumenfläche verläuft (53° bei Dinotherium, 40° bei einem jungen afrikanischen Elefanten). Die Knochen der Schädeldecke enthalten nur wenige und relativ kleine Luftzellen (bei dem alten Bullen von Dinotherium giganteum aus dem Unterpliocän von Manzati in Rumänien beobachtet). Die Nuchalgrube (Fig. 290 *f.n*) ist groß und tief; die Bewegungsfähigkeit des Schädels ist daher jedenfalls eine größere als bei den anderen Proboscidiern gewesen, deren Hinterhaupt bei einzelnen Arten (z. B. bei +Elephas primigenius) zu enormer Höhe ansteigt. Trotz der größeren Bewegungsfreiheit hat aber Dinotherium mit seinen unteren Stoßzähnen den Boden kaum erreichen können, da das Tier sehr hochbeinig war. Auffallend ist die Breite und

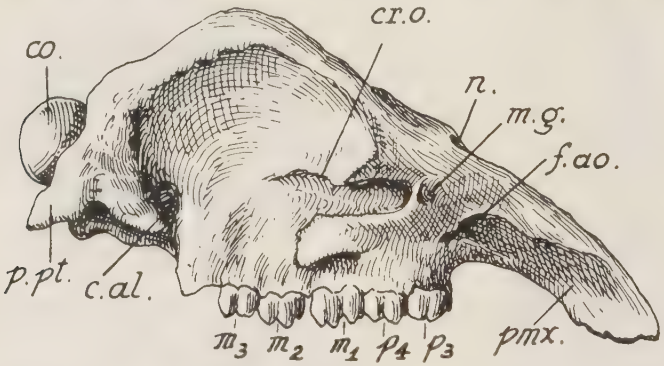


Fig. 291. Dinotherium giganteum Kaup. (Derselbe Schädel wie in Fig. 290, von rechts gesehen.) Nach C. W. Andrews. *co* Condylus occipitalis; *c.al* Canalis alisphenoideus; *cr.o* Crista orbitalis; *f.ao* Foramen antorbitale; *m.g* Muskelgrube; *n* Nasenöffnung; *pmx* Praemaxillare; *p.pt* Processus posttympanicus.

Größe der zum Ansatz des Rüssels dienenden Grube (Fig. 290, *prob.*). Die Nasenbeine fehlen dem einzigen bisher bekannten fast vollständigen Schädel (Fig. 290, 291); wenn sie vorhanden gewesen sein sollten, so haben sie doch keinesfalls einen dachartigen Vorsprung über den Nares gebildet. Die Supramaxillaria sind sehr groß; eine Muskelgrube vor der Orbita diente vielleicht für die Aufnahme des M. maxillo-labialis superior.

Das Lacrymale ist vorhanden, aber klein; seine Grenzen sind unsicher. Das Antorbitalforamen ist groß. Die Praemaxillaria sind in der Medianlinie durch eine Fissur getrennt. Die Bulla ist gut entwickelt, der Processus paroccipitalis klein. Ein großer und weiter Canalis alisphenoideus ist vorhanden. Die Cavitas glenoidalis ist sehr stark verlängert.

Die Zahnformel ist $\frac{0.\,0.\,2.\,3}{1.\,0.\,2.\,3}$; das Milchgebiß umfaßt oben und unten jederseits drei Backenzähne, die von zwei Prämolaren des Ersatzgebisses verdrängt werden. Der letzte Milchbackenzahn und der M_1 tragen drei, alle übrigen Backenzähne nur zwei Querjoche, die an den oberen Zähnen nach vorne konvex, an den unteren nach vorne konkav sind. Die P sind vollkommen molarisiert und von der ältesten bisher bekannten

Art bis zu den jüngsten bekannten Arten ist keine wesentliche Spezialisierungsänderung des Molarentypus zu beobachten. Der Unterkiefer ist im Symphysenteil fast im rechten Winkel nach unten herabgebogen und trägt jederseits einen mächtigen, kegelförmigen Stoßzahn, den I_2. Aus der Ähnlichkeit der Backenzahnform mit jener der Tapire läßt sich der Schluß ziehen, daß die Nahrungsweise von Dinotherium eine tapirartige gewesen sein muß (weiche Blätternahrung).

Über die Herkunft der Dinotheriiden läßt sich bisher kein sicheres Urteil fällen. Aus dem Charakter des Gebisses scheint hervorzugehen, daß diese sehr konservative Familie, innerhalb deren bisher nur eine einzige Gattung unterschieden werden konnte, da die Unterschiede der verschie-

Fig. 292. Rekonstruktion von +Dinotherium giganteum Kaup. aus dem Unterpliocän Europas. Nach O. Abel.

denen, auch nicht sehr scharf unterscheidbaren Arten sehr gering sind, schon frühzeitig eine Lebensweise wie die Tapire angenommen hat. Wahrscheinlich liegt die Entstehung der Dinotherien sehr weit zurück; ob sie auf dem Boden Afrikas oder in Indien erfolgt ist, ist durchaus unsicher. Die ältesten bisher bekannten Dinotherien (D. indicum Lydekker, var. gajense Pilgrim) sind in den Gaj-Schichten der Bugti Hills entdeckt worden, die eine Fauna enthalten, der ein aquitanisches Gepräge zugeschrieben werden muß, die aber noch bis in das untere Miocän hineingereicht zu haben scheint. Im Untermiocän von Karungu am Viktoria-Nyanza tritt das kleinste bisher bekannte Dinotherium, D. Hobleyi Andrews, auf; dann folgen im Untermiocän und Mittelmiocän Europas kleine Formen wie D. bavaricum Kaup, später das etwas größere D. levius Jourdan, bis im unteren Pliocän Europas das riesige D. giganteum Kaup erscheint, und dem auch die riesigste Form, D. gigantissimum Stef., anzugehören scheint,

die wohl nichts anderes wie ein sehr alter und großer Bulle des D. giganteum ist. Auch in Ostindien hat Dinotherium noch im Pliocän gelebt, ist aber aus jüngeren Schichten als den mittleren Siwalikschichten noch nicht nachgewiesen.

4. Familie: +**Mastodontidae.** — In den unteroligocänen, fluviomarinen Schichten des Fayûm in Ägypten ist die älteste Gattung dieser Familie gefunden worden, die als + *Palaeomastodon* Andr. unterschieden wurde. Sie bildet neben der begleitenden Gattung + *Phiomia* Andr. den Ausgangspunkt für alle übrigen, im Miocän und Pliocän der Alten Welt in großer Artenzahl vertretenen Mastodontiden, deren jüngste Angehörige noch im Plistocän Nord-Amerikas lebten, während die aus Süd-Amerika bekannt gewordenen Arten die obere Grenze des Pliocäns nicht überlebt zu haben scheinen. Unsere Kenntnisse vom Baue dieser Proboscidier sowie von ihren stammesgeschichtlichen Zusammenhängen ist in den letzten Jahren sehr wesentlich gefördert worden, und wenn auch über Einzelheiten noch Meinungsverschiedenheiten bestehen, so darf doch die Frage der phylogenetischen Entwicklung der Mastodontiden wenigstens in den Grundzügen als geklärt betrachtet werden.

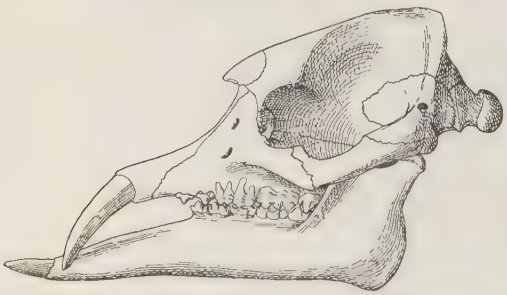


Fig. 293. Schädel von +Palaeomastodon Beadnelli. Unteroligocän des Fayûm, Ägypten. $^1/_{12}$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews.

Die Gesamterscheinung der Mastodontiden ist schon bei den älteren Typen der recenter Elefanten sehr ähnlich gewesen, doch bestanden namentlich in der Länge der Unterkiefersymphyse, des Vorhandenseins nicht nur der oberen, sondern auch der unteren Stoßzähne (I_2), des vollständigeren Gebisses, des etwas längeren Halses usw. bei den älteren Formen graduelle Unterschiede im Vergleiche zu den jüngeren Vertretern der Familie, bei denen die Reduktion der Unterkiefersymphyse und der unteren Stoßzähne sowie die Halsverkürzung die Gesamterscheinung der Tiere jener der recenten Proboscidier in hohem Grade näherte.

+*Palaeomastodon* besaß einen Schädel, der in seiner Spezialisationsrichtung, wenn auch noch primitiv, durchaus das Bild eines echten Elefantenschädels darbietet. Die Nasenöffnungen sind weit nach hinten und oben verschoben, was mit der Ausbildung eines Rüssels zusammenhängt; die Nasalia sind reduziert. Auffallend ist das zu einer im Foramen magnum mündenden Röhre umgestaltete Hinterhaupt, wodurch die Condylen stark nach hinten vorspringen. Die Symphyse des Unterkiefers ist stark verlängert und trägt jederseits nur einen Schneidezahn (I_2), ebenso wie der Zwischenkiefer; die oberen, bogenförmig nach unten gewendeten Stoßzähne schleifen nicht auf den Außenseiten der unteren, sondern greifen hinter denselben auf die Außenseite der Symphyse herab. Sie tragen ein Schmelzband auf der Außenseite. Die unteren Stoßzähne sind zu einer Schaufel zusammengeschlossen, eine Erscheinung, die sich noch bei +Bunolophodon angustidens aus dem Miocän findet. Die Backenzähne umfassen im permanenten Gebiß drei obere und zwei untere P und drei obere und drei untere Molaren; den

Prämolaren gehen oben und unten jederseits drei Milchbackenzähne voraus (Dm 2, Dm 3, Dm 4).

Nach neueren Untersuchungen von Matsumotô sind die oberen und unteren Molaren von †Palaeomastodon nur zweijochig (bilophodont), die von Phiomia dagegen dreijochig (trilophodont), während der P_4 bei beiden Formen bilophodont ist. Ferner besteht ein Unterschied zwischen beiden Gattungen darin, daß bei Palaeomastodon keine Zwischenhöcker in den Tälern zwischen den Jochen, die aus je zwei Höckern bestehen, auftreten, während dies bei Phiomia der Fall ist. Dadurch erscheint schon im unteren Oligocän der Unterschied zwischen einer Stammesgruppe der Mastodontiden mit schweineartigen Backenzähnen (suider Typus, Beispiel Phiomia) und solchen mit tapirartigen Backenzähnen (tapiroider Typus, Beispiel †Palaeomastodon) angedeutet, der sich im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte der Mastodontiden immer mehr verschärft [O. Abel, 1911]. Von besonderem Interesse in phylogenetischer Hinsicht ist der Umstand, daß bei Palaeomastodon der Carpus (Fig. 294) nicht die „seriale" Anordnung seiner Elemente aufweist, sondern durchaus dem „alternierenden" Typus angehört, indem das Lunatum (Intermedium) nicht allein auf dem Magnum (Carpale III) aufruht, sondern auch noch einem Teil des Trapezoideums (Carpale II) überdeckt, während dies bei den lebenden Elefanten nicht der Fall ist (Fig. 281), da bei ihnen das Lunatum nur das Magnum überlagert. Beachtenswert ist ferner die sehr kräftige Ausbildung der Carpalia bei Palaeomastodon [Schlosser]. Von den bisher unterschiedenen Arten erreichte †P. minor Andrews etwa die Größe von Moeritherium, †P. Beadnelli Andrews ungefähr die des indischen Elefanten, †P. Wintoni stand in der Mitte. Ein Teil der bisher unter anderen Namen beschriebenen Formen wird †Phiomia serridens Andr. zugewiesen werden müssen [Matsumotô].

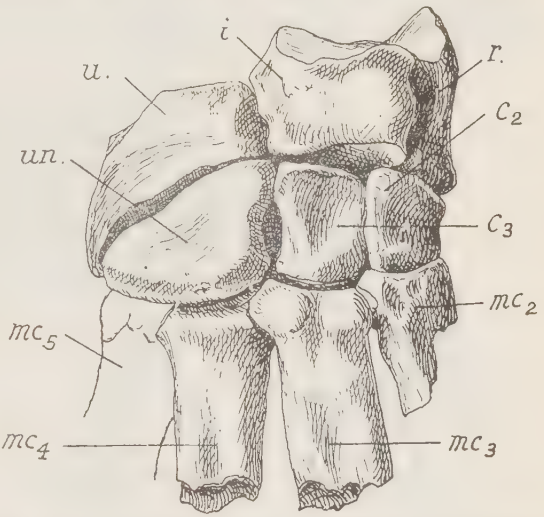


Fig. 294. Palaeomastodon spec. Aus dem Unteroligocän des Fayûm, Ägypten. Rechter Carpus und Metacarpus. *u* Ulnare; *i* Intermedium; *r* Radiale; c_2 Trapezoid; c_3 Magnum; *un* Unciforme; mc_2—mc_5 Metacarpalia (mc_5 ergänzt). Verkleinert. Nach M. Schlosser.

Im oberen Oligocän der Bugti Hills (Belutschistan) erscheint ein kleiner Mastodontide, †Hemimastodon crepusculi Pilgrim. Im Zahnbau bildet diese Gattung und Art den Übergang zu der vom Miocän an an Bedeutung gewinnenden Gattung †*Bunolophodon* Vac., als deren älteste Art †B. angustidens Cuvier erscheint, die aus Nord-Afrika, Europa und Ostindien bekannt geworden ist.

Im Skeletbaue schließt sich Bunolophodon angustidens an Palaeomastodon bzw. Phiomia enge an. Der langgestreckte Schädel trägt große Stoßzähne, die den I_2 von Palaeomastodon entsprechen und die an der konkaven Seite (der morphologischen Externseite) ein Schmelzband tragen, während ein solches den I_2 des Unterkiefers bereits fehlt. Der Unterkiefer endet vorne in einer langen Symphyse, an derem Vorderende sich die gerade vorgestreckten Stoßzähne zu einer Art Schaufel vereinigen. Die Stoßzähne der Zwischenkiefer sind etwas nach abwärts gebogen und greifen nach unten über die unteren Stoßzähne hinaus. Die Zahnformel des permanenten Mahlgebisses, dem im Backenzahnabschnitt oben und unten je drei Dm vorausgehen, besteht oben aus drei P und drei M, unten aus zwei P und drei M, die sich durch eine größere Zahl von Querreihen (jede aus zwei nebeneinanderstehenden Höckern, einem inneren und einem äußeren gebildet) von den unteroligocänen Arten unterscheiden. Der dritte obere Molar enthält vier, der untere vier bis fünf solcher Querreihen, zwischen

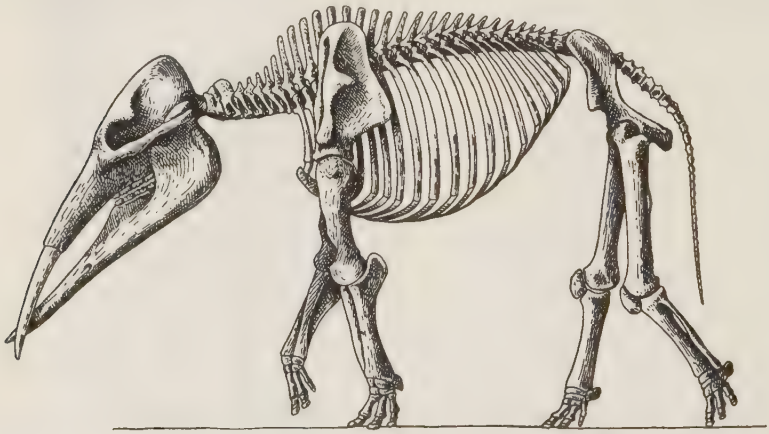


Fig. 295. Skeletrekonstruktion von Bunolophodon angustidens Cuv. Aus dem mittleren und oberen Miocän Europas. Nach O. Abel.

denen „Sperrhöcker" auftreten, die das Tal zwischen je zwei Querreihen zum Teil ausfüllen, wodurch bei der Abkauung sehr bezeichnende Figuren entstehen (trefoils oder Kleeblattformen). Neben der typischen Form (f. typica aut.) unterscheidet Schlesinger (1917) eine zweite (f. subtapiroidea), die sich von der ersten durch tiefere und ziemlich offene, also nicht so stark durch Sperrhöcker verschlossene Täler zwischen den Höckerquerreihen unterscheidet, regelmäßig mehrspitzige Haupthöcker besitzt und bei der Abkauung andere Figuren zeigt. Es scheint, daß die f. subtapiroidea sumpfigere, die f. typica trockenere Gebiete bewohnte.

B. angustidens, der in Europa zuerst im unteren Miocän erscheint, geht im obersten Miocän und unteren Pliocän in seinen direkten Nachkommen, + B. longirostris Kaup, über [M. Vacek, 1877]. Die Veränderungen machen sich in folgenden Merkmalen geltend: beginnende Streckung der oberen Incisiven, Schwund des Schmelzbandes an denselben, Auseinanderrücken der unteren Incisiven, Senkung der Symphyse, Verschmälerung der Symphysenwurzel, Verflachung der Temporalisgrube und Ver-

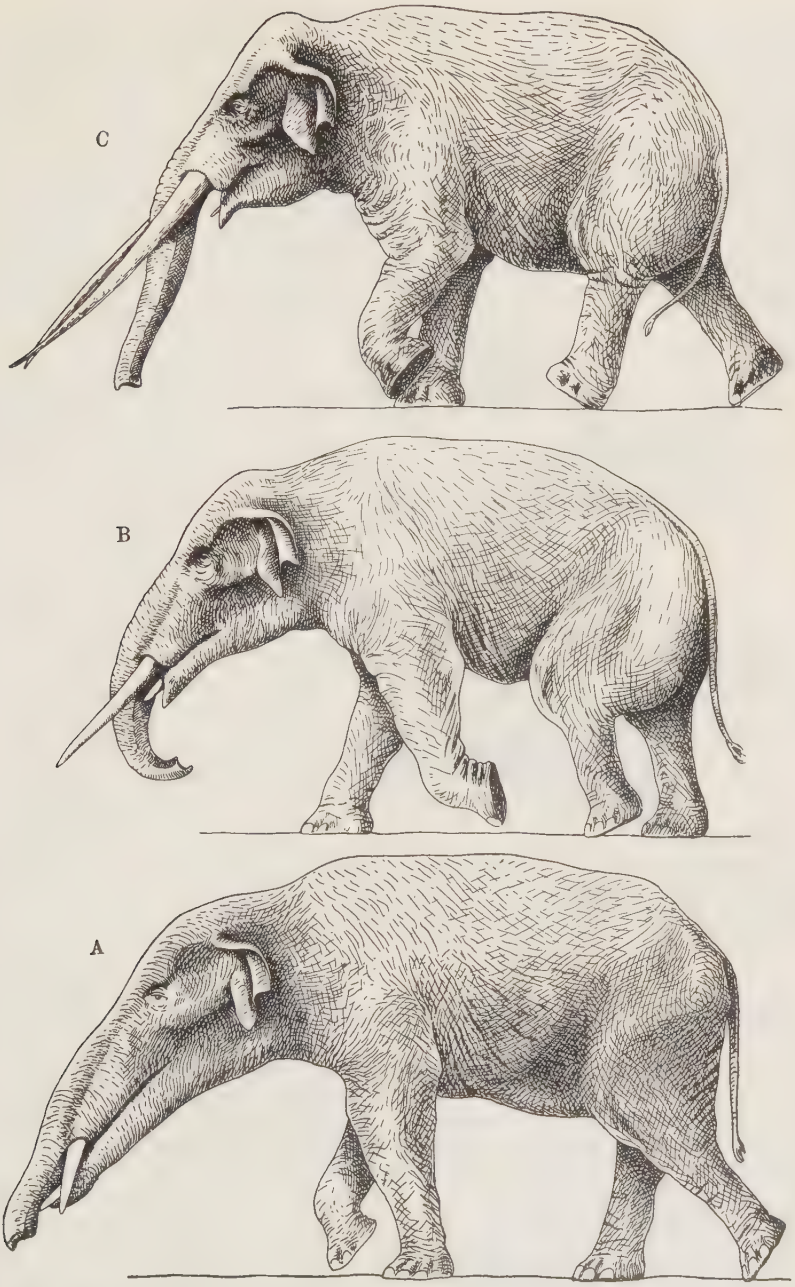


Fig. 296. Rekonstruktion der drei in direkter Ahnenreihe verbundenen und durch Übergangsformen miteinander verknüpften Mastodontenarten aus dem Jungtertiär Europas. A Bunolophodon angustidens Cuv., Mittelmiocän und Obermiocän; B Bunolophodon longirostris Kaup, Unterpliocän; C Bunolophodon arvernensis Croizet et Jobert, Mittelpliozän und unteres Oberpliocän. Nach O. Abel. 30*

größerung der Massetergrube, Erhöhung der Jochzahl der Molaren (3—4 an den vorderen, 5—5x[1]) am M_3), Verbreiterung der M, Schwund des Talbodens zwischen den Jochen usw. [Schlesinger 1917]. Die stärkere Inanspruchnahme der oberen Stoßzähne im Gegensatze zu den unteren führt zu einer schon im Rahmen von B. longirostris auftretenden Verkürzung der Symphyse und Verlängerung der oberen Stoßzähne der aus dem Unterpliocän allein bekannten Art (Europa und Persien), die wieder durch Zwischenformen zu dem mittelpliocänen + B. arvernensis Croizet et Jobert hinüberleitet, der aus jüngeren Schichten, wie die des unteren Oberpliocäns, nicht mehr bekannt ist. Der Unterkiefer ist hier in seinem Symphysenabschnitt stark reduziert, ebenso die unteren Stoßzähne, die mitunter nur mehr als kleine Stummeln erscheinen, während die oberen Stoßzähne bis zu enormer Länge anwachsen und entweder gerade gestreckt oder leicht nach innen und oben gebogen und völlig schmelzlos sind. Die Molaren weisen durch eine alternierende Stellung der Haupthöcker ein sehr bezeichnendes Bild auf, und der letzte Molar, der gewöhnlich fünf Höckerreihen und einen hinteren Talon trägt, kann zuweilen sechsjochig werden, wenn sich der Talon, wie dies überhaupt in der Stammesgeschichte der Mastodontiden und Elephantiden Regel ist, zu einem weiteren Joch umbildet. Damit schließt diese Reihe ab, eine der wenigen bisher mit allen Übergangsformen verfolgten Ahnenreihen [O. Abel], die die Paläontologie aufzuweisen vermag (Fig. 296). Bei dieser Umformung aus B. angustidens über B. longirostris zu B. arvernensis tritt die Bedeutung des Einflusses der Nahrungsweise auf die Umformung, das ist die Vergrößerung bzw. Reduktion, einzelner Gebißelemente und auf die Umformung der Schädelgestalt auf das klarste zutage; damit ist auch der Besitz des langen Rüssels der lebenden Proboscidier erklärt, die von Ahnen mit sehr langer Schnauze abstammen und bei deren Nachkommen durch die fortschreitende Verkümmerung des Unterkiefers und der unteren Stoßzähne in Verbindung mit der Funktionsübernahme durch die oberen Stoßzähne der schon bei den Ahnen sehr lange gewesene Rüssel buchstäblich zwischen den oberen Incisiven herabfiel und endlich, nach dem Funktionsloswerden auch der

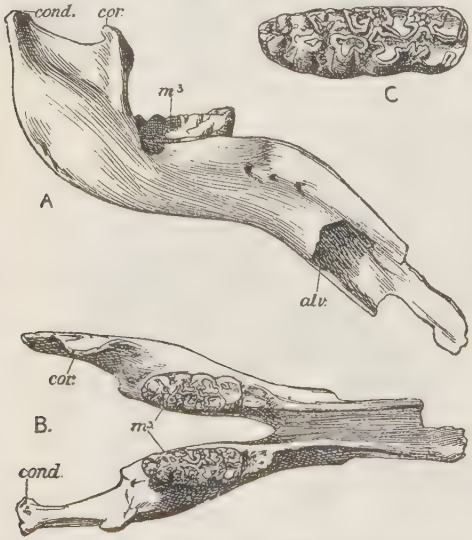


Fig. 297. Rynchotherium dinotherioides aus dem obersten Pliocän von NW.-Kansas. A Unterkiefer von der Seite, B von oben. $^1/_{18}$ nat. Gr. C Unterer letzter rechter Molar in $^1/_9$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews.

1) In den odontologischen Beschreibungen der Proboscidiermolaren wird der Talon mit x bezeichnet.

oberen Stoßzähne bei der Nahrungsaufnahme, als Greiforgan die Hauptarbeit bei derselben übernahm [O. Abel].

Unter den Mastodontiden tritt neben dem durch die Gattungen Bunolophodon, +*Choerolophodon* Vac. (Fig. 299) usw. vertretenen Stamm, ein zweiter, durch die Gattungen +*Zygolophodon* Vac. und +*Mastodon* Cuv. vertretener Stamm auf. Der Hauptunterschied beider Stammeslinien liegt in der schon bei den unteroligocänen Formen angedeuteten Differenzierung der Backenzähne in suide Typen einerseits und tapiroide andererseits. Die Anzahl der Joche, die von zwei auf sechs steigen kann, spielt bei einer Unterscheidung der beiden Stämme ebensowenig eine Rolle wie die in beiden Linien zu verfolgende sekundäre Verkürzung des Unterkiefers und die sekundäre Reduktion der unteren Incisiven. Zum Stamme der Bunolophodontinen gehören auch verschiedene, zuerst im oberen Miocän auftretende nordamerikanische Mastodontiden (z. B. B. productus Cope), die mit B. campester Cope im Pliocän von Kansas erlöschen. Ein Seitenzweig, dessen Abstammung noch nicht geklärt ist und der jedenfalls über Nord-Amerika nach der Herstellung der Landverbindung mit Süd-Amerika dorthin gelangt ist, wird durch die im Pliocän der Anden aufgefundenen Arten (B. Humboldti Cuv., B. Andium Cuv., B. bolivianus Phil.) repräsentiert, deren letzte Nachkommen in der plistocänen Pampasformation Argentiniens nachgewiesen worden sind und für die ohne Ausnahme ein breites Schmelzband an den oberen Stoßzähnen bezeichnend ist.

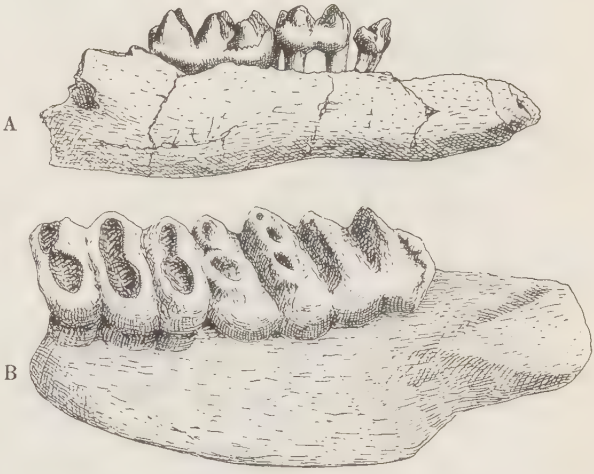


Fig. 298. A Übergangsform von Mastodon tapiroides Cuv. zu Mastodon Borsoni Hays, aus dem Unterpliocän von Pikermi, Attika, stark verkleinert. Nach A. Gaudry. B Unterkieferfragment mit 2 Molaren von Mastodon Borsoni Hays aus dem Mittelpliocän von Ungarn. Nach Th. Kormos.

Ein auf Nord-Amerika beschränkter Seitenzweig wird von der Unterfamilie + Rhynchorostrinae Osborn (1921) gebildet, die zuerst im mittleren Miocän von Colorado (+Rhynchotherium proavum Cope) und Oregon (+Rh. brevidens Cope) erscheint und mit den pliocänen Arten +Rh. dinotherioides Andrews aus Nordwestkansas und Rh. trascalae Osborn aus Mexiko erlischt. Während bei den südamerikanischen Bunolophodontinen an den oberen Incisiven ein Schmelzband auftritt, ist dies sogar an den unteren Stoßzähnen der Rhynchorostrinen noch der Fall, und sie unterscheiden sich von den eurasiatischen und zum Teil auch nordamerikanischen Bunolophodontinen durch dieses Merkmal nicht nur sehr bestimmt,

sondern auch noch durch die Kleinheit der dritten Molaren wie durch die an die Dinotherien erinnernde starke Abwärtsknickung des Symphysenteiles des Unterkiefers (Fig. 297).

Die durch die Unterfamilie der Mastodontinae charakterisierte Stammesreihe unterscheidet sich von den bisher besprochenen in erster Linie durch den Besitz von rein tapiroiden Backenzähnen. Die ältesten Vertreter dieses Stammes sind +Zygolophodon tapiroides Cuvier und einige nahe verwandte Formen aus dem Mittelmiocän Süd- und Mitteleuropas, denen sich im Pliocän (Mittel- und basales Oberpliocän) +Z.

Fig. 299. Schädel von Choerolophodon Pentelici Gaudry et Lartet, aus dem unteren Pliocän von Samos; junges Tier ca. $^1/_5$ nat. Gr. Nach einer Photographie von G. Schlesinger.

Borsoni Hays anschließt, der zu der nordamerikanischen Plistocänart +Mastodon americanus Kerr hinüberleitet, die durch mehrere vollständige Skelete vertreten und osteologisch gut bekannt ist. Bei den miocänen Formen sind an den oberen Stoßzähnen noch Schmelzbänder zu beobachten [Schlesinger], die oberen Incisiven sind nach oben und außen gedreht, während die unteren schon frühzeitig im Laufe der Stammesgeschichte verkümmern und bei Mastodon americanus nur mehr als kleine Rudimente erhalten sind. Die Molaren sind ausgesprochen zygolophodont und die Täler zwischen den Jochen tief und rein.

5. Familie: **Elephantidae.** — Der Stamm der Elefanten, in der Gegenwart durch den indischen Elefanten (Elephas maximus L.) und den afrikanischen Elefanten (Loxodonta africana Blumenbach) vertreten, läßt sich in Ostindien bis in den Dhok Pathanhorizont der mittleren Siwalikbildungen (= Pikermifauna Europas) zurückverfolgen, wo neben einem noch ungenügend bekannten zygolophodonten Mastodontiden (+Zygolophodon latidens Clift) die ersten Arten der Gattung +*Stegodon* Falc. auftreten, die den Übergang zu der Gattung *Elephas* bildet.

Schließt sich auch das Skelet von + Stegodon, wie die Untersuchungen von H. Pohlig über das Skelet von +St. Airawana Martin aus den plistocänen Tuffen von Trinil auf Java ergeben haben, in vielen Merkmalen noch an das der Mastodontiden an, wie z. B. in der niedrigeren Haltung des Schädels, der etwas größeren Halslänge und der größeren Beckenbreite, so haben sich die Stegodonten doch bereits in einer Reihe von Merkmalen von den Mastodontiden in der Richtung zu den spezialisierteren Elefanten entfernt.

Vor allem ist der Schädel dadurch elefantenähnlich geworden, daß der Unterkiefer einen sehr stark reduzierten Symphysenabschnitt besitzt, in dem die unteren Stoßzähne verkümmert sind. Die oberen Stoßzähne, denen jede Spur eines Schmelzbandes fehlt, sind lang und in schwacher Spirale gekrümmt; in den Kiefern stehen jederseits oben und unten nie mehr als zwei Backenzähne gleichzeitig in Funktion, und es ist auf diese Weise bereits bei Stegodon der für die lebenden Elefanten bezeichnende Backenzahnersatz zu beobachten, wobei die abgenützten Backenzähne von ihren hinter und über ihnen sich anlegenden Nachfolgern allmählich nach vorne aus der Kaufläche herausgeschoben werden.

Fig. 300. Molar von Stegodon insignis. Oberpliocän von Fokien, China. $^1/_6$ nat. Gr. Nach M. Schlosser.

Ein Ersatz der vorderen Milchmolaren durch Prämolaren scheint nur mehr gelegentlich stattgefunden zu haben, doch sind auch noch bei dem ältesten Vertreter der Gattung Elephas (+E. planifrons Falconer) im Oberkiefer ein P und im Unterkiefer zwei P jederseits beobachtet worden. Der Bau der Backenzähne ist ausgesprochen polylophodont, und zwar steigt die Zahl der Querjoche im letzten Molaren (M_3) von +Stegodon Clifti Falc. bis auf acht, bei +St. bombifrons Falc. bis auf neun, bei +St. insignis Falc. und +ganesa Falc. (ersterer wahrscheinlich das Weibchen, letzterer das Männchen derselben Art) bis auf elf, bei +St. Airawana Martin bis auf zwölf in den oberen, bei der letzten Art sogar bis auf 14 in den unteren M_3. Die Zwischenräume der Joche („Täler") sind bei den primitiveren Arten nicht oder nur zum Teil, bei den spezialisierteren, von St. bombifrons angefangen, vollständig mit Zement ausgefüllt. Die Stegodonten der Siwalikschichten weisen in den Molaren eine mediane Längsspalte auf, wodurch sich die Joche als quergeteilt darstellen und den ursprünglichen Aufbau aus zwei Haupthöckern deutlich erkennen lassen; bei Stegodon Airawana Martin aus den Kendengschichten von Trinil auf Java sind jedoch die Joche durch zwei Längsspalten in je drei Höcker oder Pfeiler zerlegt, einen Mittelpfeiler, einen stärkeren Außen- und einen schwächeren Innenpfeiler, wodurch diese Molaren eine Brücke zu denen der Gattung

Elephas bilden. Stegodon ist bisher nur aus dem Pliocän und Plistocän von Südasien, Ostasien und Java bekannt geworden.

Die Gattung *Elephas* L., die im mittleren Pliocän Ostindiens mit +E. planifrons Falc. zuerst erscheint, ist, soweit die bisherigen Untersuchungen

Fig. 301. Oberer linker Molar des „Südelefanten", +Elephas meridionalis, aus dem Pliocän von Gentilly bei Paris. — Länge der Kaufläche 19 cm. Nach A. Laville, 1906.

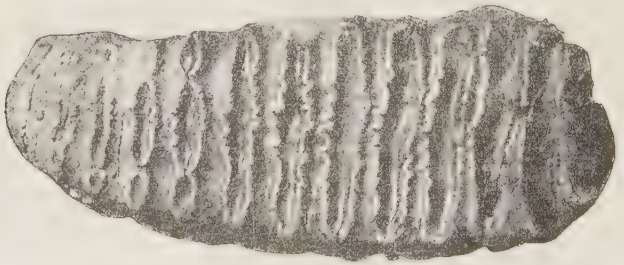


Fig. 302. Oberer letzter linker Molar von +Elephas antiquus aus den Sanden der ersten Zwischeneiszeit von Mosbach bei Wiesbaden, Deutschland. Ungefähr $^1/_3$ der nat. Gr. Nach W. Soergel, 1912.

Fig. 303. Oberer letzter rechter Molar von +Elephas trogontherii aus den Schottern der ersten Zwischeneiszeit von Süssenborn bei Weimar. Ungefähr $^1/_3$ der nat. Gr. Nach W. Soergel, 1912.

gelehrt haben, durch ein Stegodon-Stadium durchgegangen, ohne daß es jedoch bis jetzt möglich gewesen wäre, E. planifrons Falc. mit einer bestimmten Stegodonart genetisch zu verknüpfen. Hinsichtlich der Lamellenzahl wie in der Kronenhöhe der Backenzähne bildet Elephas planifrons

ein Zwischenglied zwischen Stegodon Airawana und +Elephas meridionalis Nesti [W. Soergel].

Während G. Schlesinger in +Elephas planifrons die Wanderform erblickt, die von ihrem ostindischen Entstehungsgebiet aus im mittleren Pliocän den Weg nach Europa angetreten hat und in mehreren Mo-

Fig. 304. Kaufläche des letzten oberen Molaren eines Mammut (+Elephas primigenius) der auf der Doggerbank in der Nordsee gedredscht wurde. $^1/_4$ der nat. Gr. Original im British Museum of Natural History in London. (Aus „A Guide to the Fossil Mammals and Birds etc.“, London 1909.)

laren aus dem Pliocän Österreichs und Ungarns den Beweis für das Auftreten dieser Art auf europäischem Boden zu finden glaubt, gehören diese fraglichen Fundstücke nach W. Soergel in die Variationsbreite des jüngeren +E. meridionalis, aus dem einerseits der eiszeitliche „Waldelefant“ +E. antiquus Falc., andererseits die Reihe +E. trogontherii Pohlig und sein Nachkomme +E. primigenius Blb., das Mammut, als „Steppenelefanten“ hervorgegangen sind. Nach der Auffassung von W. Soergel umfaßt der Kreis der unter dem Artbegriff des E. meridionalis zu vereinigenden Formen sowohl Typen mit sehr niederem Schädel, die den Ausgangspunkt der antiquus-Reihe bildeten, während die durch einen sehr hohen, „domförmigen“ Schädel gekennzeichneten Steppenformen der trogontherii-primigenius-Reihe auf hochschädelige Ahnenformen aus der Variationsbreite des E. meridionalis im oberen Pliocän zurückgehen.

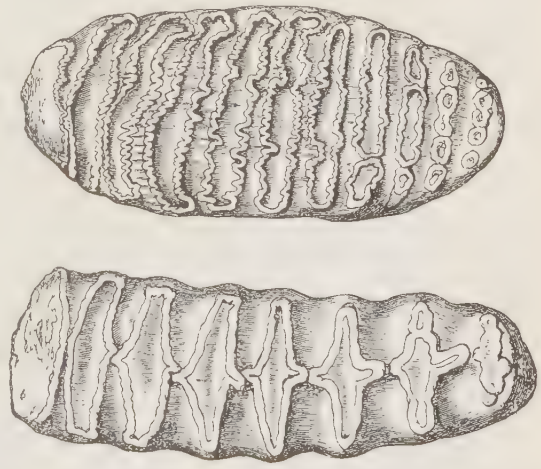


Fig. 305. Oberer Molar A des indischen Elefanten (Elephas maximus L.); B des afrikanischen (Loxodonta africana Blumenb.). Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr. Nach R. Owen.

Ebenso geht auch der im unteren Plistocän Nord-Amerikas auftretende +Elephas imperator Leidy auf den in Asien entstandenen +E. meridionalis zurück, wie W. Soergel (1915 und 1921) dargelegt hat. Später, im

mittleren Plistocän, treten in Nord-Amerika Nachkommen der zum eurasiatischen +Elephas trogontherii führenden Formengruppe aus dem Kreise des +Elephas meridionalis auf; zuletzt, im oberen Plistocän, erscheint auch in Nord-Amerika der in Eurasien weit verbreitete eiszeitliche Steppenelefant, das Mammut (+E. primigenius Blb.).

Eine weitere Stammesreihe, die bis zu dem noch heute lebenden indischen Elefanten führt, geht gleichfalls in letzter Linie auf +E. meridionalis zurück, aus dem im oberen Pliocän Indiens +E. hysudricus Falc. (hierbei sind nur die älteren Formen dieser von Falconer sehr weit gefaßten Art zu verstehen) hervorging, der in direkter Linie (über +E. hysudrindicus Dub.) zu Elephas maximus L. führte [W. Soergel 1921].

Die durch den lebenden afrikanischen Elefanten vertretene Stammesreihe der Gattung *Loxodonta* steht völlig abseits von den eurasiatisch-nordamerikanischen Stammesreihen der Elephantiden. Loxodonta africana Blb. steht der Stegodonstufe noch heute sehr nahe und hat keinesfalls die durch Elephas meridionalis vertretene Entwicklungsstufe durchlaufen.

Hingegen scheinen die auf den Mittelmeerinseln (Malta, Sizilien, Kreta, Cypern, Küste von Algier) gefundenen Zwergelefanten, soweit sie nicht als durch Inzucht degenerierte Nachkommen des +Elephas antiquus Falc. anzusehen sind, was für die unter dem Namen +E. melitensis Falc. zusammenzufassenden Formen gilt, von einer primitiveren Art des oberen Pliocäns abzustammen, als welche wohl nur Elephas meridionalis in Betracht kommen kann. Diese unter verschiedenen Namen unterschiedenen Reste (+E. Falconeri, +E. mnaidriensis, +E. jolensis, +E. creticus, +E. cypriotes) sind wohl am besten als +Elephas Falconeri Busk zusammenzufassen.

Die wichtigsten Grundlagen für die Unterscheidung der Arten und die Feststellung der genetischen Zusammenhänge bietet neben den Merkmalen des Schädelbaues und des verhältnismäßig indifferenten übrigen Skeletes in erster Linie die vergleichende Betrachtung der Backenzähne.

Das Mahlgebiß der Elefanten besteht oben und unten jederseits aus sechs Molaren, die der Milchdentition angehören (das Ersatzgebiß ist unterdrückt), und zwar sind nur mehr drei Milchmolaren vorhanden (Dm_2, Dm_3, Dm_4). Jeder Molar ist aus einer von den vorderen bis zu den hinteren bzw. von den zuerst in die Kaufläche einrückenden bis zu den zuletzt gebildeten Zähnen stets zunehmenden Zahl von dentinerfüllten Schmelzbüchsen oder Lamellen aufgebaut, die nur an der Kronenbasis miteinander verbunden sind und deren Zwischenräume oder Täler von Zement ausgefüllt werden, das auch die Außenwände des ganzen Zahnes umkleidet. Die erste und die letzte Lamelle sind viel kleiner als die mittleren und werden als Talon bezeichnet. Infolge des für die Elefanten eigentümlichen Zahnnachschubes (sowohl im Oberkiefer als im Unterkiefer von oben und hinten her) kommt zunächst das Vorderende der Molaren zur Abnützung, und es entsteht auf der Kauseite eine Abrasionsfläche, die bei den Oberkieferzähnen konvex, bei den Unterkieferzähnen konkav gekrümmt ist. Wenn der Zementbelag durchgescheuert ist, und die Schmelzbüchsen zur Abnützung gelangen, so erscheinen auf ihnen die charakteristischen Schmelzfiguren; da das der Kauseite des Zahnes zugekehrte Ende jeder Lamelle aus zahlreichen zitzenartigen Spitzen gebildet wird, so entstehen sehr bezeichnende Abnützungsfiguren, und zwar spricht man z. B. von einer medianen lamellaren und den seitlichen annularen Figuren.

Die Unterschiede der Molaren bei den vier wichtigen Arten: Elephas meridionalis, E. antiquus, E. trogontherii und E. primigenius bestehen in folgendem (nach W. Soergel, 1912):

+Elephas meridionalis (Fig. 301).

Niedere, meist breite Molaren mit wenig Schmelzlamellen. Schmelzfiguren breit und oft unregelmäßig verzerrt, mit vielen groben Zacken, die aber mitunter sehr regel-

mäßig auf die Mediane beschränkt sein können; Schmelzfiguren und Zementzwischenräume zwischen den Lamellen sehr lang; Schmelzfiguren gewöhnlich seitlich lamellar, median annular; Schmelz stark; Form der Kaufläche zumeist oval rundlich.

Lamellenformel[1]):

	DM^2	DM^3	DM^4	M_1	M_2	M_3
Oberkiefer:	3—4	5—6	7—8	7— 9	8—10	11—15
Unterkiefer:	3—4	5—6	7—8	7—10	8—10	11—13(15?)

+Elephas antiquus (Fig. 302).

Hohe, schmale Molaren; Anzahl der Lamellen größer als bei meridionalis; Schmelzfiguren regelmäßig, rhombisch, oft sogar rechteckig; Schmelzfiguren und Zementzwischenräume meist ziemlich lang. Schmelz stark, sehr gefältelt, häufig über die Zementmasse hinausragend; Schmelzfiguren extrem: seitlich annular, median lamellar; Kaufläche schmal, rechteckig, bandförmig.

Lamellenformel:

	DM_2	DM_3	DM_4	M_1	M_2	M_3
Oberkiefer:	2—3	5—7	7—10	9—12	10—13	14—19
Unterkiefer:	2—3	5—8	7—11	9—12	10—13	15—20(?)

+Elephas trogontherii (Fig. 303).

Übergangsform zwischen meridionalis und primigenius, und daher ziemlich variabel. Neben hohen, schmalen Molaren finden sich auch niedrige, breite. Zahl der Lamellen etwa dieselbe wie bei antiquus, oft ein wenig größer. Schmelzfiguren meist regelmäßig, breit bandförmig, median oft plötzlich aufgebauscht, mitunter etwas rhombisch. Länge der Schmelzfiguren und Zementzwischenräume schwankend zwischen großen und kleinen Werten, je nachdem die betreffende Form dem meridionalis oder dem primigenius näher steht. Ebenso schwankend ist die Schmelzstärke. Form der Kaufläche teils oval, teils birnenförmig bis rechteckig. Lamellenformel meist gleich der des antiquus.

+Elephas primigenius (Fig. 304).

Molaren stets hoch, breit bis schmal. Zahl der Lamellen die der älteren Formen bedeutend übertreffend. Schmelzfiguren sehr schmale Bänder, median wie bei trogontherii oft etwas aufgebauscht, selten ein wenig rhombisch; Schmelzfiguren und Zementzwischenräume sehr kurz; Schmelz stets sehr dünn; Typus der Verschmelzungsfiguren sehr schwankend; Form der Kaufläche oval, selten rechteckig.

Lamellenformel:

	DM^2	DM^3	DM^4	M^1	M^2	M^3
Oberkiefer:	3—4	6—8	9—12	9—15	12—18	18—27
Unterkiefer:	2—4	6—8	9—12	9—15	12—18	18—24

Das zahlreiche Vorkommen von Elefantenresten, namentlich von Backenzähnen, im Plistocän Europas schafft die Grundlage zu einer Beurteilung des Entwicklungsganges der aus der Stammgruppe des Elephas meridionalis hervorgegangenen Formen. W. Soergel hat diesen Entwicklungsgang graphisch darzustellen versucht (Fig. 306), und es ergibt sich aus dieser Übersicht, daß nicht nur die Reihen: E. meridionalis-E. trogontherii-E. primigenius, sowie die Linie E. meridionalis-E. antiquus durch zahlreiche Zwischenformen untereinander verknüpft sind, sondern daß auch zwischen den beiden älteren und zwischen den beiden jüngeren Entwicklungsstadien von E. trogontherii-E. antiquus Übergänge bestehen. Es ergibt das von W. Soergel entworfene Diagramm ein Bild von den gegenseitigen Verhältnissen der im Laufe des Plistocäns aus E. meridionalis auf dem Boden Europas entstandenen Formen, und wir verstehen, daß man Zwischenformen zwischen dem älteren trogontherii (E. trogontherii meridionalis) und dem älteren E. antiquus ebensogut unterscheiden kann

1) Zu der Krone ist stets noch ein vorderer und hinterer Talon hinzuzurechnen.

(als +Elephas Nesti Pohlig beschrieben) wie zwischen der jüngeren Stufe des E. trogontherii (E. trogontherii primigenius) und dem jüngeren E. antiquus. Die ersteren Zwischenformen (aus den älteren Plistocänbildungen von Mauer bei Heidelberg und Mosbach bei Wiesbaden), d. i. Elephas Nesti, gehen sowohl seitlich in die Nachbarformen über, wie auch vertikal in die jüngeren Zwischenformen zwischen E. trogontherii primigenius und dem

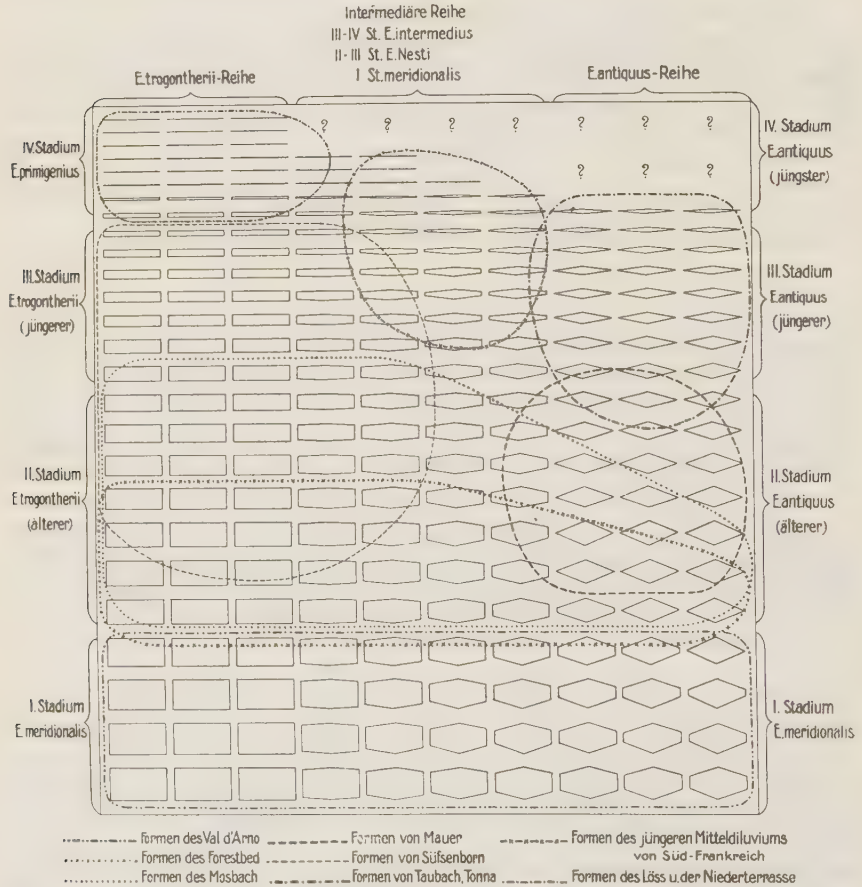


Fig. 306. Diagramm der phylogenetischen Entwicklung der Linien Elephas meridionalis → E. trogontherii → E. antiquus; E. meridionalis → E. Nesti → E. intermedius; E. meridionalis → E. antiquus. Nach Soergel.

jüngeren E. antiquus, die als +E. intermedius Jourdan beschrieben worden sind. Hingegen erweisen sich die Endglieder (E. primigenius und E. antiquus) als scharf verschieden. Die durch E. intermedius repräsentierte Stufe wird durch die Elefantenfunde im jüngeren Plistocän Deutschlands (Travertine ovn Taubach bei Weimar und von Burg-Gräfentonna) gekennzeichnet, während E. primigenius der letzten Zeit (Löß und Niederterrassenschotter) angehört.

Wenn auch die oberen, sehr stark vergrößerten Stoßzähne der aus E. meridionalis hervorgegangenen Elefanten sehr variabel in ihrer Gestalt sind, so läßt sich doch erkennen, daß die Entwicklung mit flach geschwungenen, wenig nach innen gedrehten Zähnen beginnt (E. meridionalis) und mit spiralig, fast korkzieherartig eingerollten endet (bei den sibirischen Formen des E. primigenius), wie W. O. Dietrich gezeigt hat. E. antiquus besitzt in einer Ebene gebogene, nicht gedrehte Stoßzähne, die Stoßzähne des indischen Elefanten sind fast gerade und nur selten schwach gedreht. Der afrikanische Elefant erinnert in seiner Stoßzahnform sehr an E. antiquus. Beachtenswert ist die große Länge der Stoßzähne bei E. antiquus, die bis 5 m lang werden können (3 m beim afrikanischen Elefanten). Schon bei E. meridionalis kommen Stoßzähne von über 4 m Länge vor.

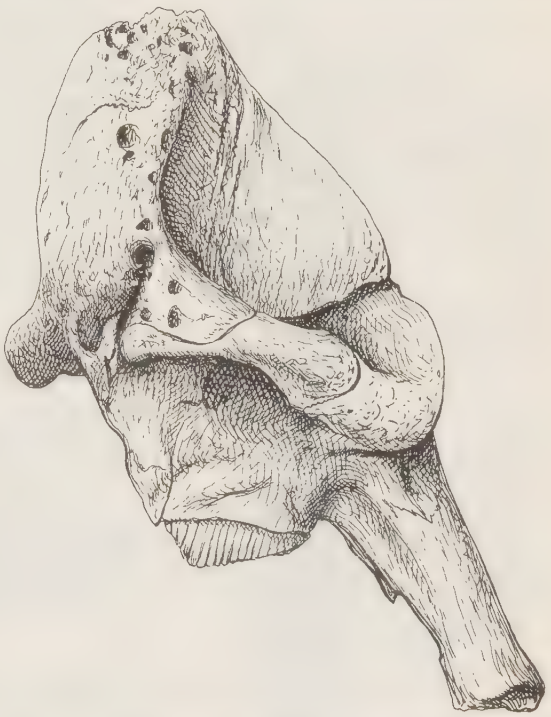


Fig. 307. Schädel eines Mammuts (Elephas primigenius Blum. f. sibirica) von rechts gesehen. Inlandeis Ostsibiriens. Die Stoßzähne fehlen. Infolge der Beschädigung des Schädeldaches ist die blasige Struktur der Knochen sichtbar. Nach einer Photographie von W. Salensky durch O. Abel gezeichnet.

Während beim Mammut die Stoßzähne nicht stark divergieren, ist dies bei E. antiquus und bei Loxodonta africana in hohem Grade der Fall; in Zusammenhang damit steht die niedrige Form des Schädels bei den beiden letztgenannten Arten, während E. primigenius einen extrem erhöhten „Schädeldom" besitzt.

Obwohl das Skelet der Elephantiden in seinen Grundzügen schon im oberen Pliocän den für die lebenden Arten bezeichnenden Spezialisationsgrad erreicht hatte, so lassen sich doch bei genauerer Vergleichung verschiedene Veränderungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung während des Plistocäns verfolgen. Hierbei ist die Feststellung nicht ohne Wichtigkeit, daß sich der indische Elefant im Baue der Hand und des Fußes primitiver verhält als das Mammut, da der erstere noch an allen Fingern und Zehen die normalen Phalangenzahlen aufweist (nur am Pollex und Hallux kann die Nagelphalange fehlen), während das Mammut reduzierte Phalangenzahlen zeigt:

		in der Hand:	im Fuß:
+Elephas primigenius Fraasi Dietr. (Steinheim a. d. Murr in Schwaben, mittleres Plistocän)	(nach Dietrich)	1. 3. 3. 2. 2.	1. 2. 2. 2. 2.
+Elephas primigenius sibiricus (bei 7 Exemplaren aus Sibirien, oberes Plistocän)	(nach Salensky)	0. 3. 3. 3. 2.	0. 2. 3. 2. 2.

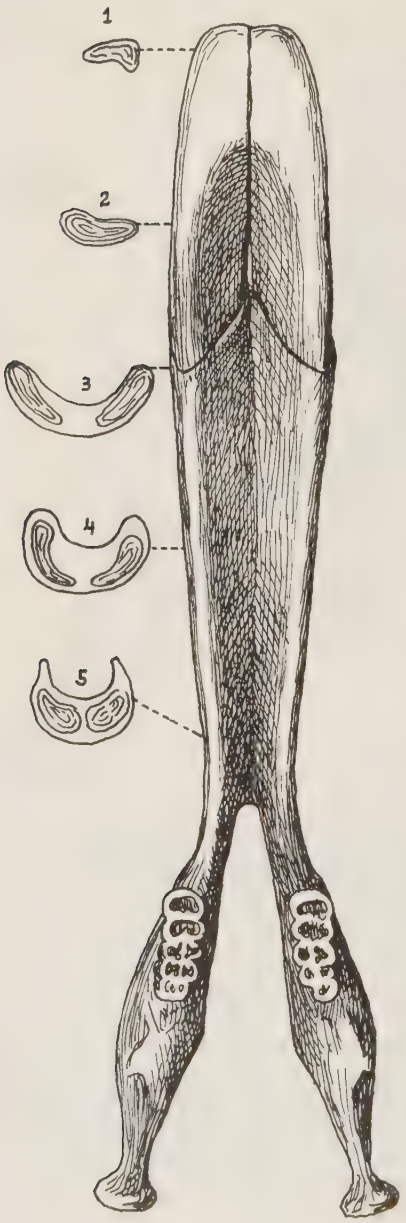


Fig. 307 A. Unterkiefer von +Amebelodon Fricki Barbour von Freedom, Frontier County, Nebraska, Oberpliocän oder Unterplistocän, entdeckt am 4. April 1927. Der Querschnitt durch den Unterkiefer erreicht in der Sektion 3 den Betrag von 273 mm. Sektion 5 bezeichnet das Hinterende der unteren Incisiven. Rechts und links nur ein Molar in Funktion. Gesamtlänge des Restes 213 cm, z. T. rekonstr. Nach E. H. Barbour, 1927.

Diese höhere Spezialisation des Mammuts im Vergleiche zum indischen Elefanten kommt auch in anderen Merkmalen zum Ausdruck und beweist die frühere Abzweigung des indischen Elefanten vom Hauptstamme (vgl. oben).

Das *Mammut* hatte eine außerordentlich weite Verbreitung (ganz Europa mit Ausnahme der iberischen und hellenischen Halbinsel, Nord-Asien, von wo es über Alaska nach Nord-Amerika und von da bis nach Mexiko gelangte). Es war im allgemeinen kleiner als Elephas meridionalis oder sogar als sein unmittelbarer Vorläufer E. trogontherii, von dem O. Schmidtgen 1922 einen Humerus von 148 cm Länge im Mosbacher Sand (mittleres Plistocän) auffand (großes Taubacher Skelet des E. antiquus mit einer Humeruslänge von 140 cm, Adamssches Skelet des E. primigenius sibiricus in St. Petersburg mit einer solchen von 118 cm, E. primigenius Fraasi aus Steinheim an der Murr 127 cm, Widerristhöhe 430 cm). Die Widerristhöhe des neu entdeckten Mosbacher trogontherii muß daher 5 m erreicht haben, während die sibirischen Mammute eine solche von 3 m (bei Bullen) bis 2,5 m (bei Kühen) besaßen. Gegen Ausgang der letzten

Eiszeit in Europa verkümmerte das Mammut (Zwergrassen im Bodenseegebiet und bei Weimar). Das Mammut war dicht behaart, und zwar bestand das Fell aus am Halse und Rumpfe sehr langen (bis 50 cm) Grannenhaaren und 4—5 cm langen Flaumhaaren von schwarzbrauner bis dunkel rostbrauner Grundfarbe, die an verschiedenen Körperstellen lichter getont war. Vom Mammut sind verschiedene, zum Teil sehr charakteristische Darstellungen des paläolithischen Menschen erhalten geblieben, die das Vorhandensein eines mächtigen Fettbuckels auf dem Rücken beweisen. Im Eisboden Sibiriens sind wiederholt ganze Kadaver gefunden worden.

6. Familie: +**Amebelodontidae.** — Zum Schluß geben wir hier einer erst ganz neuerdings bekannt gewordenen Familie einen Platz.

Zu den merkwürdigsten aller bisher gefundenen Proboscidier gehört unstreitig der in Fig. 307 A abgebildete Unterkiefer von +Amebelodon Fricki Barbour, dessen Symphyse außerordentlich verlängert erscheint und dessen Stoßzähne ähnlich wie bei dem unteroligocänen Paläomastodon eine hier allerdings viel mächtigere Schaufel bilden. Barbour errichtet für diese aberrante Gattung eine neue Familie, +Amebelodontidae. Das geologische Alter des in Nebraska am 4. April 1927 gefundenen Restes ist entweder oberstes Pliocän oder Unterplistocän.

IV. Unterordnung: Sirenia.

Die ausschließlich im Wasser an den Meeresküsten, in Flußmündungen oder in Flüssen lebenden, herbivoren Sirenia wurden früher allgemein als Cetacea herbivora den echten Cetaceen, die dann Cetacea carnivora hießen, zugerechnet. In der Tat hat die aquatile Lebensweise, die aber bei den Sirenia niemals eine pelagische ist, manches hervorgerufen, was an die Cetaceen erinnert. So die nahezu nackte Haut; den spindelförmigen plumpen Körper, der allseitig durch eine dicke Specklage abgerundet ist und der hinteren Extremitäten entbehrt, während die vorderen zu flossenartigen Ruderorganen umgeformt sind. Auch ist eine Schwanzflosse als horizontale Exkreszenz der Haut, ohne innere Skeletteile, vorhanden, doch ist sie nur bei Halicore in zwei Flügel ausgezogen, einigermaßen wie bei Cetaceen, bei Manatus aber spatelförmig mit breitem Ansatz. Ferner fehlt ein Hals, aber im Gegensatz zu Cetaceen ist der Kopf durch eine ventrale Kehlfurche deutlich vom Rumpf abgesetzt. Einzelne innere Organe bieten gleichfalls Ähnlichkeiten mit denen der Cetaceen dar; genauere Untersuchung lehrt aber, daß diese auf Konvergenz beruhen und daß die wesentlichen Verschiedenheiten von den Cetaceen teilweise gleich zahlreiche Annäherungspunkte an den Stamm der Ungulaten sind.

Fig. 308. Manatus latirostris. Nach Murie.

De Blainville betrachtete denn auch bereits die Sirenia als den Elefanten verwandt und vereinigte beide in der Ordnung der „Gravigrades“. In

der Tat sind sie als den Ungulaten angehörige Tiere aufzufassen, die sich an das ausschließliche Leben im Wasser anpaßten und dementsprechend veränderten.

Diese Anpassung und Änderung äußert sich sinnfällig im Integument; am auffälligsten durch die Reduktion des Haarkleides, das beim Embryo noch als dichtes Kleid angelegt wird. Die Mehrzahl dieser rudimentären Haaranlagen wandelt sich aber nach Kükenthal um in dichtgedrängte Epithelzapfen, welche eine innige Verbindung von Epidermis und Corium bewerkstelligen und bei Manatus als Grübchen erscheinen. Sie entsprechen Beihaaren, die als solche nicht zur Ausbildung kamen. Nur ein geringer Teil der Haaranlagen bringt es zu wirklichen Haaren (Haupthaare, Kükenthal), die bei Halicore in größerer, bei Manatus in geringerer Anzahl bestehen bleiben, von seidiger Beschaffenheit sind und am Schnauzenteil des Kopfes dichter stehend zu Borsten werden. Sämtlich haben sie den

Fig 309. Haut vom Rücken eines Embryo von Halicore dugung von 99 cm Rückenlänge. Vergr. × 4.

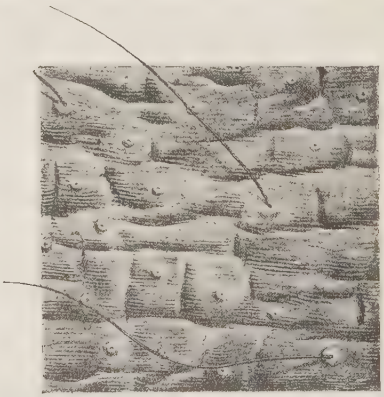


Fig. 310. Dasselbe von einem Embryo von 162 cm Länge. Nat. Gr. Nach Kükenthal.

Charakter von Sinushaaren. Bezüglich der in historischer Zeit ausgestorbenen Rhytina läßt sich den Berichtstellern entnehmen, daß die Haut eine dicke, borkige Epidermis hatte — daher Borkentier —, mit reduziertem Haarkleid, das aber auf den Extremitäten noch gut erhalten war. Bei den recenten Arten ist die Haut mehr oder weniger glatt. Ihr Panniculus adiposus liegt unter der Lederhaut und gleicht, auch durch festere Konsistenz — in Abweichung von den Cetaceen —, dem der übrigen Säuger.

Mit den genannten Sinushaaren verbinden sich anfänglich alveoläre Drüsen, die aber später zurückgehen, mit Ausnahme an den Augenlidern; auch tubulöse Drüsen fehlen der Haut. Die Reduktion der integumentalen Teile geht also in keinerlei Hinsicht so weit wie bei Cetacea. Das beweist auch das Vorkommen von Arrectores pili an den Sinushaaren. Ferner, daß Nagelbildungen noch auftreten, und zwar in maximo 4 Nägel an dem 2. bis 5. Finger bei Manatus. Doch kann es nicht wundernehmen, daß sie als immerhin rudimentäre Gebilde variabel sind nach Maß und Zahl und bei Manatus inunguis ganz fehlen sollen. Auch Halicore hat keine Nagelrudimente mehr.

Die brustständige Milchdrüse mit fast axillarer jederseitiger Zitze ließ wohl die Phantasie der alten Seefahrer in diesen Tieren Sirenen sehen und wurde damit Anlaß zum Namen der Ordnung.

Am Skelet, das aus sehr kompaktem Knochengewebe besteht, weicht der Schädel durchaus von dem der Cetaceen ab und nähert sich in generalisierter Weise dem der Ungulaten; in manchen speziellen Punkten teils den Proboscidea, teils den Perissodactyla, in anderen endlich den Artiodactyla. Die Schädelhöhle ist fast zylindrisch. Ein verschieden weites Foramen magnum gibt Zugang zu der cerebellaren Höhle, die weit ist und hinter der cerebralen liegt. Die kleine Fossa olfactoria zeigt eine hohe Crista galli. Das Supraoccipitale ist zwar groß und erstreckt sich weit nach vorn, trennt aber die Parietalia nicht, welche sich in einer früh verschmelzenden Sagittalnaht vereinigen und das Dach der Fossa cerebralis bilden. Der Raum zwischen Basioccipitale, Exoccipitale und Squamosum wird nur teilweise ausgefüllt durch das Perioticum (Petrosum); im übrigen durch Bindegewebe, dem Fötalknorpel vorausging. Mit dem Petrosum vereinigt sich loser oder fester das Tympanicum zu einem Petrotympanicum, so jedoch, daß das Tympanicum als solider Halbring erscheint, der weder eine Bulla auditiva noch einen knöchernen äußeren Gehörgang bildet. Das Petrotympanicum ist also nicht mit dem Schädel ankylosiert; es liegt nur lose dem Squamosum an. Letzteres weist einen gut entwickelten Processus posttympanicus auf, der dem Exoccipitale angelagert ist, jedoch so, daß das Mastoid zwischen beiden sichtbar bleibt. Der Vorderrand des Petrotympanicum ist vom Alisphenoid getrennt durch ein weites Foramen lacerum anterius, durch welches der Nervus maxillaris und die Carotis interna tritt. Ein Foramen ovale und ein Canalis caroticus fehlt, wie denn das Alisphenoid undurchbohrt ist und ein Teil der Nerven durch die Fissura sphenorbitalis zieht. Andere passieren das Foramen lacerum posterius, das mit dem vorderen gerissenen Loch zusammenhängt. Im getrockneten Schädel liegt die Trommelhöhle ventralwärts offen zutage; sie hat wohl eine häutige Wand. Der Nervus opticus geht durch ein selbständiges Foramen opticum. Ähn-

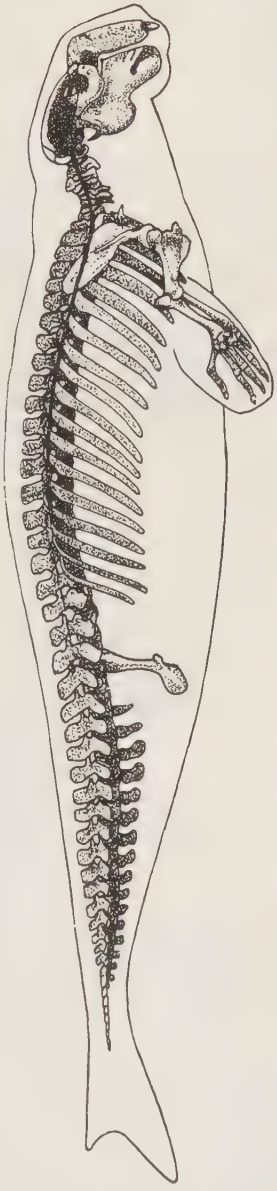


Fig. 311. Halicore dugong. Seitenansicht des Skeletes mit eingezeichnetem Gehirn und Rückenmark. 1/10 nat. Gr. Nach Dexler und Eger.

lich wie beim Elefanten kann das Foramen condyloideum (hypoglossi) ganz fehlen oder es ist durch eine Rinne vertreten, die zuweilen durch eine dünne Knochenlamelle überbrückt ist. Vom Squamosum entspringt ein langer, starker Processus zygomaticus, dem sich das Jugale anschließt, das den vorderen äußeren Teil des Bodens der Augenhöhle darstellt. Bei Manatus strebt sein Processus postorbitalis dem gleichnamigen Fortsatz des Frontale zu und vereinigt sich ausnahmsweise bei Manatus senegalensis mit ihm und umrandet damit knöchern die Orbita. An dieser Umrandung beteiligt sich das Lacrymale nur ganz unbedeutend, da es ein äußerst kleiner, bei Manatus selbst in Rückbildung begriffener Knochen ist, der als undurchbohrte Platte erscheint, die mit benachbarten Knochen ver-

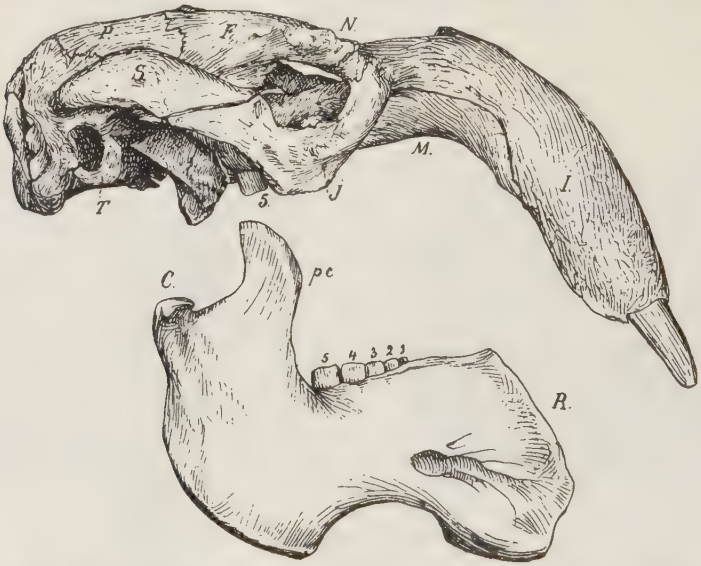


Fig. 312. Halicore dugong ♂. *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *N* Nasenöffnung; *J* Jugale; *F* Frontale; *P* Parietale; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *C* Condylus mandibulae; *pc* Processus coronoideus; *R* schräg abgestutzte Fläche für die hornige Reibplatte; *1—5* Molaren der Milchdentition.

schmelzen kann. Phylogenetisch wichtig ist, daß es, wie bei Ungulaten, mit dem Jugale sich verbindet [Hartlaub]. Ein Ductus naso-lacrymalis fehlt. Die Intermaxillaria bleiben stets getrennt. Mit ihrem Schnauzenteil bilden sie eine Art Schnabel, der hinten und seitlich vom Maxillare gestützt wird und sich schräg nach unten abdacht. Bei Halicore ist diese Knickung des Vorderschädels sehr auffällig; sie nimmt zu mit dem Alter, besonders beim Männchen, wo dieser Schnabel die Stoßzähne trägt und an seiner rauhen Mundfläche mit einer Hornplatte bedeckt ist. Die bedeutenden Nasenfortsätze der Intermaxillaria divergieren nach hinten und nähern sich bzw. erreichen die Orbitalfortsätze der Frontalia. Sie begrenzen zusammen mit den Maxillaria vorwiegend die Nasenhöhlen, deren weite äußere Öffnung namentlich bei Halicore nach oben verschoben ist, einigermaßen in der Art, wie bei Tapiren. Hierbei werden die Nasalia in Mitleidenschaft gezogen, wobei sie rudimentär werden, schließlich ganz

fehlen (Halicore). Verschiedene Stufen des Rückganges lassen sich erkennen, wenn wir die fossilen Vorfahren berücksichtigen. Beim oligocänen + Halitherium überwölben sie noch dachartig den hintersten Teil der äußeren Nasenöffnung und vereinigen sich in einer medianen Naht. Bei Manatus ist nur noch ein Rudiment der Nasalia geblieben, das dem Frontale anliegt (Fig. 314 u. 315). Die Nasenhöhle, mit starker medianer Nasenscheidewand, enthält in ihrem ethmoidalen Teil jederseits lateral bei Halicore zwei deutliche, wenn auch nur lückenhaft ossifizierende Endoturbinalia; bei Manatus kommen noch zwei Ectoturbinalia hinzu. Das Nasoturbinale fehlt. Nur Manatus hat wenigstens die Anlage eines Maxilloturbinale, ohne zu verknöchern [Matthes]. Pneumatische Höhlen fehlen dem Schädel durchaus.

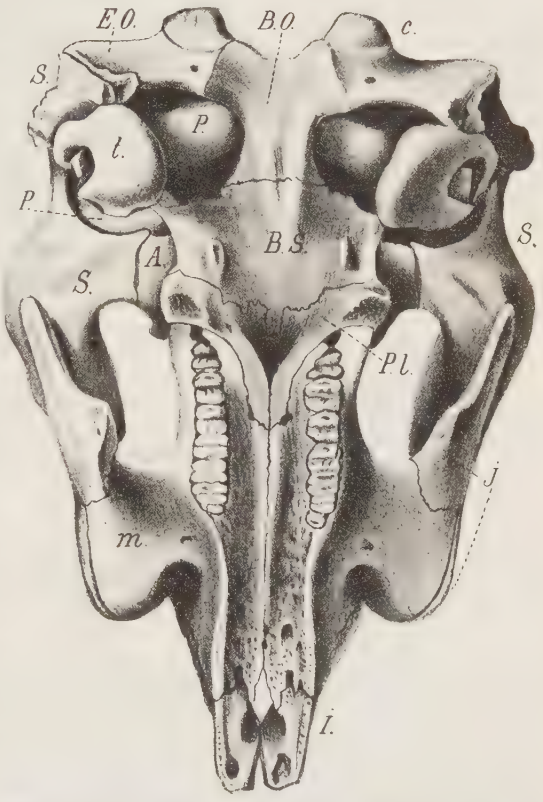


Fig. 313. Schädel vom Manatus latirostris von der Ventralfläche. Nach W. Vrolik. *A* Alisphenoid; *BO* Basioccipitale; *BS* Basisphenoid; *C* Condylus occipitis; *EO* Exoccipitale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *m* Maxillare; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *S* Squamosum; *t* Tympanicum.

An der Bildung des langgestreckten Gaumens beteiligt sich das Palatinum nur geringfügig, um so ausgedehnter der Processus palatinus des Maxillare, das vorn mit dem Schnauzenteil des Intermaxillare ein sehr geräumiges Foramen incisivum, die Ausmündung des weiten Canalis nasopalatinus, begrenzt. Der Processus nasalis des Maxillare bildet jederseits die dorsale und mediale Wand des umfangreichen Foramen infraorbitale; der Processus zygomaticus des Maxillare die ventrale Wand. Letzteres geschieht aber erst allmählich, da anfänglich auch das Jugale sich an der Umgrenzung beteiligt: ein Zustand, der bei Halicore noch in Spuren erhalten bleibt.

Der Unterkiefer hat eine lange Symphyse, welche abgeschrägt ist und den abgedachten Intermaxillaria entspricht, demnach bei Halicore bedeutend verlängert und mit einer hornigen Reibeplatte bedeckt ist (Fig. 312). Er hat einen breiten, nach vorn gerichteten Processus coronoideus, einen starken Gelenkkopf und einen verdickten, etwas eingebogenen Angulus.

Das Zungenbein gleicht dem der Cetaceen darin, daß das Tympanohyale mit dem Petrosum sowohl als auch mit dem Exoccipitale verbunden und demnach opisthotrematisch ist. An das breite, platte, vorn ausgerandete Basihyale schließt sich das lange Vorderhorn an mit seinen 3 Stücken, die Neigung zu Verwachsung haben und von denen jedenfalls das Stylohyale verknöchert ist. Das kleine Thyreohyale bleibt wohl unverknöchert.

Die Wirbelsäule ist gleichförmig gebaut, da eine Verbindung der rudimentären Beckenknochen mit der Wirbelsäule nur durch dünne Ligamente geschieht und somit ein Sacrum fehlt. Damit fehlen auch Sakralwirbel, doch läßt sich immerhin der Wirbel, mit dessen Querfortsätzen die Rudimente der Ilia sich ligamentös verbinden, als Sakralwirbel bezeichnen (Fig. 317). Es ist bei Manatus der 25.—26., bei Halicore der 29.—30. der Reihe. Auf ihn folgen zusammengedrückte Schwanzwirbel, welche untere Bogen tragen und — bei Manatus etwa 22—24 an der Zahl — große Querfortsätze haben, die aber den hintersten Wirbeln fehlen. Bei Halicore fehlen sie nur dem letzten der 28—29 Schwanzwirbel.

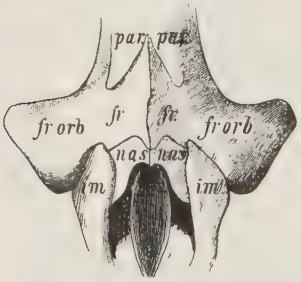


Fig. 314. Nasengegend von +Halitherium. Nach Lepsius. *par* Parietale; *fr* Frontale; *frorb.* Orbitalfortsatz des Frontale; *v* Vomer; *im* Intermaxillare; *nas* Nasale.

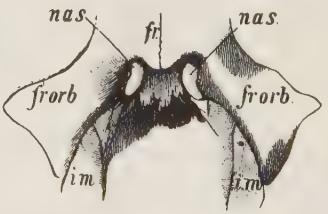


Fig. 315. Dasselbe von einem jungen Manatus senegalensis. Bezeichnung wie nebenstehend. Nach Hartlaub. $^1/_2$ nat. Gr.

Von den präsakralen Wirbeln tragen bei Manatus 17, bei Halicore 18—19 Rippen. Letztere Art hat 4—5, Manatus 2, selten 3 Lumbalwirbel. Manatus steht ferner mit Choloepus Hoffmanni dadurch einzig da, daß nur 6 Halswirbel vorkommen. Sie sind ebenso wie die 7—8 von Halicore durchaus unverschmolzen. Die Wirbelepiphysen fehlen nicht, erscheinen aber spät und verschmelzen schnell mit den Centra, was wichtig ist im Hinblick auf das Vorkommen gut ausgebildeter Epiphysen bei +Halitherium [Howes u. Harrison]. Im Gegensatz zu Cetaceen sind die Wirbel durch Zygapophysen verbunden und haben die Centra Gelenkfacetten für die Artikulation des Köpfchens der Rippen.

Trotz der großen Zahl der Rippen erreichen bei Manatus nur 3, zuweilen nur 2 das plattenförmige Brustbein; bei Halicore verbindet sich das 1. Paar mit dem langen Manubrium sterni, die 2 bis 3 folgenden Paare mit dem rudimentären Corpus sterni, welchem sich ein längeres Xiphisternum anfügt (Fig. 311). Eine Clavicula fehlt.

Ähnlich wie bei Cetaceen sind die vorderen Extremitäten insofern flossenartig geworden, als Oberarm, Unterarm, Hand und Finger in einer gemeinsamen Hautbedeckung verborgen liegen und ein schaufelförmiges Ruderorgan darstellen. Weiter geht aber die Übereinstimmung nicht; denn der

kurze Humerus, mit vorspringenden Fortsätzen, einer bicipitalen Furche aber ohne Foramen entepicondyloideum, artikuliert dauernd mit den gleich langen Vorderarmknochen. Deren sehr umfangreiche distale Epiphysen verschmelzen erst spät mit den Diaphysen. Radius und Ulna sind so fest verbunden, bei alten Tieren distal sogar verschmolzen, daß Pronation und Supination aufgehoben sind, nicht aber Beugung und Streckung im Ellenbogengelenk. Auch ist Knickung im Hand- und Mittelhand-Fingergelenk sowie zwischen den Phalangen möglich. Die „Flossen" dokumentieren sich damit auch als Stützorgane im untiefen Wasser. Der Carpus hat bei Manatus ursprünglichere Zustände bewahrt. Seine proximale Reihe besteht aus Radiale und Intermedium, die aber schließlich verschmelzen, sowie aus dem Ulnare, mit dem das Pisiforme verschmolzen ist. Durch großes Ausmaß und Abduktion artikuliert Metacarpale V auch mit dem Ulnare. Bei Halicore trat weitere Reduktion ein. Vom Ulnare gilt das oben Gesagte. Es kann ausnahmsweise sich vereinigen mit den stets

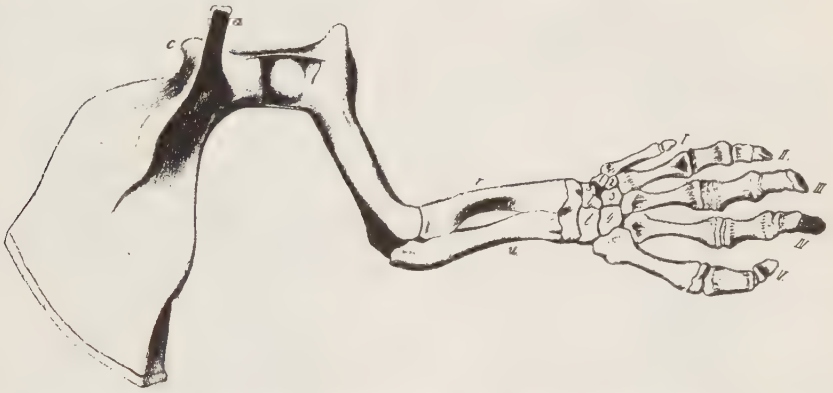


Fig. 316. Manatus latirostris, rechter Arm mit Schulterblatt. Nach W. Vrolik. *a* Acromion; *c* Processus coronoideus; *r* Radius; *u* Ulna; *s* Scaphoideum und *l* Lunatum verschmolzen; *t* Triquetrum; *1, 2, 3, 4* die vier distalen Carpalia; *I—V* 1.—5. Finger. $^1/_2$ nat. Gr.

verschmolzenen Radiale und Intermedium. In diesem Falle erscheint ein großer proximaler Carpalknochen, der mit einem distalen artikuliert, letzterer entstanden aus der frühen Vereinigung der vier Carpalia I—IV. Diese bleiben bei Manatus zeitlebens getrennt. Stets sind 5 Finger vorhanden, von denen der reduzierte Daumen gewöhnlich nur 1 Phalange hat, während an den übrigen Fingern die normale Zahl von 3 Phalangen zuweilen durch Verschmelzung scheinbar verringert, oder aber umgekehrt mit einer Phalange vermehrt sein kann. Ob diese Vermehrung nicht aus einer Epiphyse der bestehenden Phalangen entstanden ist [Howes u. Harrison], oder ob nicht eigentliche Phalangen vorliegen, sondern nur Ossifikationen der distalen Epiphyse der Nagelphalangen [Leboucq], ist nicht ausgemacht. Von einer Hyperphalangie, wie bei Cetaceen, mit zahlreichen supernumerären Phalangen ist hier also keine Rede. Wohl aber, wie bei vielen von ihnen, eine Verbreiterung der Flosse nach der ulnaren Seite hin, die hier Versteifung erhält durch Abduktion und Vergrößerung des Metacarpale V. Es hat, wie bei Cetaceen, dabei seine Artikulation auf das Ulnare ausgedehnt (Fig. 316).

Von den hinteren Extremitäten ist bei recenten Sirenia konstant nur ein Rest des Beckengürtels geblieben (Fig. 317—319). Bei Halicore besteht er jederseits aus einem verlängerten Knochenstab, der nach v. Lorenz mittels eines ca. 30 mm langen Ligamentes an den Enden der Pleurapophysen des letzten Lumbalwirbels, der somit der Sakralwirbel ist, befestigt ist.

Die distalen Enden dieser Beckenknochen liegen etwa 7 cm auseinander und unterhalb dem 2. Kaudalwirbel, sind also nach hinten gerichtet. Ursprünglich bestand jeder Beckenknochen aus 2 Stücken, von denen das dorsale dem Ilium, das ventrale dem Ischium entspricht. An der verdickten Vereinigungsstelle läßt sich ein Os acetabuli und zuweilen auch ein rudimentäres Acetabulum nachweisen. Das ist auch der Fall bei Manatus. Hier ist der Beckenknochen durchaus abweichend und, wie häufig bei rudimentären Organen, sehr variabel, bald eine unregelmäßig viereckige Knochenplatte, bald mehr fächerförmig. Bereits Vrolik unterschied an demselben, ohne Andeutung von Grenzen, ein Ilium, Ischium und Pubis. Sein dorsales, mehr oder weniger spitz ausgezogenes Ende, das mit dem 2. Lumbalwirbel ligamentös verbunden ist und sich damit als rudimentäres Ilium dokumentiert, trägt nach Abel zuweilen ein rudimentäres, verschieden umfangreiches Acetabulum, in welchem er in einem Falle selbst das Rudiment eines Femur entdeckte und die Vermutung aussprach, daß solches Rudiment auch bei Halicore angetroffen werden könnte, im Falle das Acetabulum sich noch besserer Ausbildung erfreut. Von den Vorfahren von Halicore, mit besserer Ausbildung des Beckens ist ja das Femur in verschiedenem Ausmaß bekannt (Fig. 331). Von diesen Beckenrudimenten entspringt jederseits das Corpus cavernosum penis, der Musculus ischio-cavernosus und der Musc. levator penis. In dieser wichtigen Beziehung zum Geschlechtsapparat, die Ursache ist, daß dieses Rudiment beim Männchen stärker ist als beim Weibchen, liegt wohl auch der Grund, ebenso wie bei den Walfischen, daß es sich überhaupt erhielt.

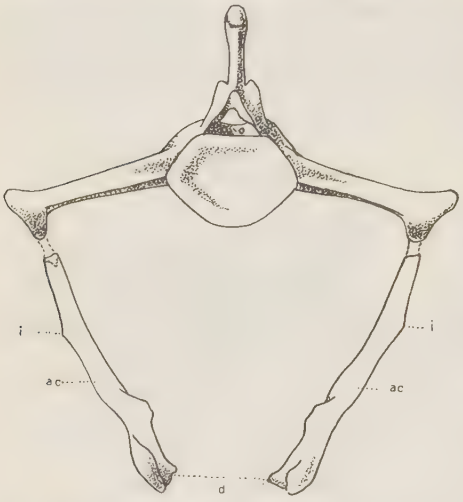


Fig. 317. Die ca. 22 cm langen Beckenknochen von Halicore australe in ligamentöser Verbindung mit den Pleurapophysen des Sakralwirbels von hinten und oben gesehen. Ihr distaler Abstand *d* beträgt etwa 7 cm. *Ac* Acetabularregion. Oberhalb derselben das Ilium (*i*), unterhalb das Ischium. Nach v. Lorenz.

Das Gehirn weicht durchaus ab von dem der Cetaceen. Zunächst durch die nierenförmige, seitlich zusammengedrückte Gestalt der beiden Großhirnhemisphären, die das Kleinhirn unbedeckt lassen und durch die seichte aber breite Fissura Sylvii in einen frontalen und occipitalen blasig aufgetriebenen Abschnitt zerlegt sind. Sie stehen insofern auf einem fötalen Zustand, als außer der Sylvischen Furche mit Sicherheit nur ein Sulcus olfactorius und eine Fissura calloso-marginalis auftritt. Die Hemisphären

würden noch kleiner erscheinen, wenn nicht ihre Ventrikel, namentlich der Seitenventrikel, von ungewöhnlicher Weite wären, nach Art einer hochgradigen Hydrocephalie. Das Stehenbleiben der Hemisphären auf einer so frühen Entwicklungsstufe hat nach Dexler, dem wir eine eingehende Untersuchung des Halicore-Hirns verdanken, kaum ein Gegenstück unter Säugern. Es liegt hierin keine aquatile Adaptation, weil sie allen übrigen Seesäugern fehlt. Sie entspricht aber der äußerst geringen geistigen Entwicklung dieser trägen Tiere, die sich damit begnügen, die submarinen Wiesen von Halophila- und Zostera-Arten abzuweiden und sich den wenigen Feinden, die sie haben, nicht zur Wehr zu setzen wissen. Das relative Hirngewicht wurde von Dexler auf 1 : 1200 geschätzt.

Abweichend von den Cetaceen sind die Bulbi olfactorii gut entwickelt. Sie sind nach oben gekehrt, entsprechend der vertikalen Lage der Siebplatte. Sie stempeln, in Vereinigung mit den zentralen Teilen, das Gehirn, wenn auch nicht zu einem makrosmatischen, dann doch jedenfalls nicht zu einem anosmatischen.

Hinsichtlich des peripheren Geruchsorgans ist über die Ausbreitung der Fila olfactoria auf die Riechschleimhaut nichts be-

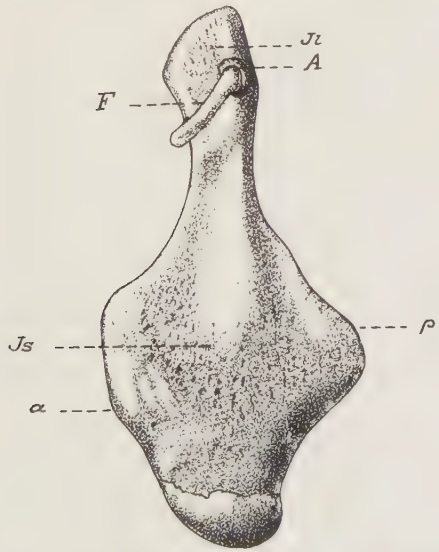


Fig. 318. Linker Beckenknochen von Manatus latirostris von der Außenseite. *A* Acetabulum; *F* Femurrudiment; *Il* Ilium; *Is* Ischium; *a* dessen Vorder-, *p* dessen Hinterrand. Nat. Gr. Nach O. Abel.

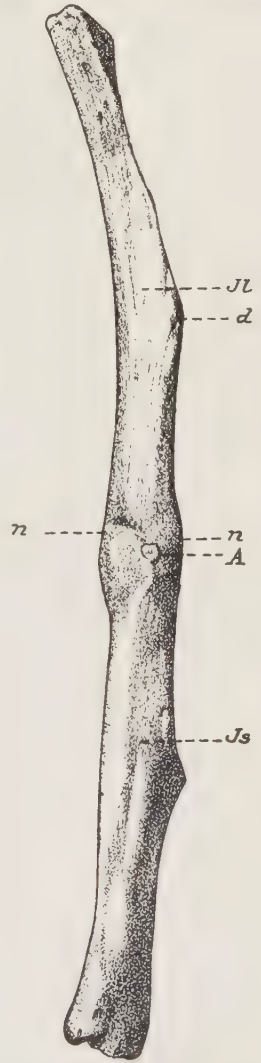


Fig. 319. Linker Beckenknochen von Halicore dugong. *A* Acetabulum; *Il* Ilium; *d* dessen Crista lateralis; *Is* Ischium; *nn* Naht zwischen beiden. $^5/_6$ nat. Gr. Nach O. Abel.

kannt, obwohl olfaktorisches Epithel beschrieben ist. Wohl wird von einem gefangenen Manatus scharfer Geruch berichtet. Auch wurde oben, trotz der Verlagerung der Nasenhöhlen, die aber weniger erheblich ist als bei den Elefanten, das Vorkommen von Ethmoturbinalia erwähnt. Schwieriger ist die Frage, wie die Riechfunktion unter Wasser zustande kommt. Zunächst wegen der gangbaren Auffassung, daß für einen Säuger die Riechstoffe in der eingeatmeten Luft suspendiert sein müßten und unter Wasser keinen Reiz ausüben könnten. Diesem Einwand sind bereits Dexler und Freund (1906) entgegengetreten, die auch die Frage berührten, wie die Riechstoffe das Geruchsorgan erreichen. Unter Wasser werden ja die Nasenlöcher fest verschlossen. Sie finden sich bei Manatus als quergestellte, halbmondförmige Schlitze am Ende der stumpfen Schnauze; bei Halicore sind sie nach oben verschoben. Bei Inspiration sind es rundliche Öffnungen. Die Riechstoffe müßten also unter Wasser ihren Weg durch Mund, Pharynx und Choanen nehmen. Das Jacobsonsche Organ und die Stensonschen Gänge scheinen nach Matthes (1921) zu fehlen. Das Geruchsorgan weicht also durchaus von dem der Cetaceen ab. Auch der beliebte Vergleich der Verlagerung der Nasengänge bei Halicore — bei Manatus kommt sie kaum in Betracht — mit der der Cetaceen ist nicht stichhaltig. Bei letzteren münden die vertikal gerichteten Nasengänge durch äußere Nasenlöcher durchaus dorsal aus, entsprechend der Weise des Atemschöpfens dieser pelagisch lebenden Tiere. Halicore bewohnt untiefes Küstenwasser und hebt etwa jede Minute das Kopfende zum Atemschöpfen über Wasser. Seine Nasengänge steigen nach vorn geneigt zur Symphyse der Intermaxillaria empor und münden also durch ein dorsales knöchernes Nasenloch aus. Daran schließen sich aber — und dies allein gibt den Ausschlag — die nach vorn abgeknickten horizontalen häutigen Nasengänge zu den Nasenlöchern an, die mit Zunahme der Intermaxillaria stets mehr nach oben verschoben werden. Es liegen also Verhältnisse vor, die noch mehr an die der Elefanten erinnern würden, wenn deren Rüssel nicht wäre. Wie bei diesen war die enorme Ausbildung der Intermaxillaria die erste Ursache der Verschiebung, nicht die aquatile Lebensweise, denn dann müßte auch Manatus, dem die Vergrößerung der Intermaxillaria abgeht, die Verlagerung aufweisen.

Die Sirenen zeigen in der Form ihres Labyrinthes eine funktionelle Annäherung an die Cetaceen, indem die Schnecke, obwohl sie nur wenig über 1½ Windungen hat, gegen das Vestibulum und die halbzirkelförmigen Kanäle überwiegt und zugleich das runde Fenster größere Dimensionen annimmt. Ob das Trommelfell schwingungsfähig ist und funktioniert, wie Claudius will, ist gewiß zweifelhaft; noch zweifelhafter, ob das Gehörorgan noch geeignet ist zum Hören in der Atmosphäre oder nur für das Hören unter Wasser, indem, wie bei den Cetaceen, die Schallwellen nur durch das Wasser zum Gehörorgan gelangen (s. bei Cetaceen). Das Vestibulum und seine Bogen erfuhren Atrophie. Die Gehörknöchelchen zeichnen sich vor denen aller Säuger durch ihre Größe, ungefüge Form und Kompaktheit ihrer Struktur aus und verdecken hierdurch etwaige Formverwandtschaft mit den gleichen Gebilden anderer Säuger; nur hebt Doran die Ähnlichkeit des vierseitigen Stapes mit dem der Rinder hervor, die bei + Halitherium noch deutlicher ist. Das äußere Ohr ist zu einer kleinen kreisrunden Öffnung reduziert; Anlagen der Auricula scheinen zu fehlen; das äußere Gehörorgan ist wohl nicht mehr brauchbar für die Leitung von Schallwellen der Luft.

Das kleine Auge hat nicht die verdickte Sclera der Cetaceen, höchstens nach dem hinteren Augenpol zu; auch kommt eine sehr bewegliche Membrana nictitans vor mit einem Knorpel und der Ausmündung der Harderschen Drüse. Eine Tränendrüse vermißte Murie. Er fand einen Musc. retractor bulbi und levator palpebrae superioris; die kontraktilen Lider haben auch einen starken Musc. orbicularis. Ein Tapetum lucidum fehlt [Rapp].

Die Begrenzung der Mundspalte geschieht durch wulstige Lippenbildungen, die in erster Linie als Tastorgane funktionieren und der Schnauze ein eigentümliches Gepräge geben. Die Mundhöhle ist ein langer, schmaler Raum. Er zerfällt bei Halicore in einen hinteren palatinalen Teil und in einen vorderen zwischen der abgeknickten symphysialen Fläche der Intermaxillaria und der entsprechenden Abdachung des symphysialen Teiles des Unterkiefers (Fig. 312). Beide kehren einander rauhe, hornige Reibeplatten zu. Diese Hornplatten, die einzigen Triturationsorgane, worüber die zahnlose + Rhytina verfügte, unterstützen das Erfassen und Zerreiben der Nahrung, die bei Rhytina ausschließlich aus Algen bestand. Halophila- und Zostera-Arten bilden die wichtigste Nahrung von Halicore, während die fluviatilen Manatusarten wohl hauptsächlich Monokotylen abweiden und die Samenkapseln von Victoria regia und Pistia verzehren.

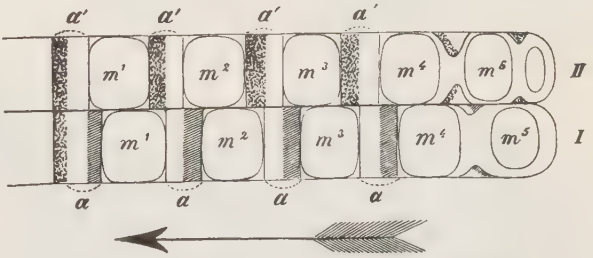


Fig. 320. Schematische Darstellung der Bewegungsweise der Zahnreihe bei ihrem horizontalen Zahnwechsel. Schraffierung bedeutet: Resorption, Punktierung = Neubildung der knöchernen Zwischenwände (*a* resp. *a'*) der Alveolen; m^{1-5} 1.—5. Molar; in der oberen Reihe bereits etwas nach vorn verschoben. Nach Hartlaub.

Ganz auffallende, zum Teil von anderen Säugern durchaus abweichende Verhältnisse zeigt das Gebiß. Manatus hat im erwachsenen Zustand nur Backenzähne. Von diesen funktionieren gleichzeitig bis zu 8, meist aber nur 5—6 in jeder Kieferhälfte. Fortwährend fällt aber der jeweilig vorderste aus und wird vertreten durch den hinter ihm liegenden. Dies wird dadurch erzielt, daß eine beständige Verschiebung der Zahnreihe von hinten nach vorn statthat unter beständiger Neubildung von Zähnen an deren Hinterende. Dabei erleiden die Alveolenwände durch den Druck, der in der Richtung des Pfeiles unserer Fig. 320 auf sie ausgeübt wird auf ihrer Hinterseite Resorption, während sie durch Neubildung auf ihrer Vorderseite diesen Verlust decken, ihre ursprüngliche Dicke bewahren und Verschiebung der Zahnreihe möglich machen [Hartlaub] (Fig. 320). Solchen „horizontalen Zahnwechsel" lernten wir auch vom Elefanten kennen, dort war aber die Neubildung von Backenzähnen der Zahl nach begrenzt. Bei Manatus ist sie unbegrenzt, zum mindesten bringt sie es bis zu 20 Zähnen in jedem Kiefer [Thomas u. Lydekker]. Diesem Gebiß ging aber nach Kükenthal embryonal ein Gebiß voraus, in welchem unten 3 Incisivi, 1 Caninus und mindestens 3 Prämolaren in Anlage auftreten. Es finden sich denn auch im symphysialen Teil des bereits verknöcherten aber noch jugendlichen Unterkiefers Spuren von 7 Alveolen,

die sich später auf 6 reduzieren können. Kükenthals Deutung stimmt jedoch nicht mit den Fossilfunden (vgl. unten). Im Oberkiefer wurde bisher nur Anlage von 3 Incisivi erkannt, sowie oben und unten in diesem Stadium 3 Molares. Wir dürfen daraus den Schluß ziehen, daß die Vorfahren von Manatus ein Gebiß hatten mit $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}$, mindestens $P\frac{3}{3}$ und $M\frac{3}{3}$. Dies schließt gut an die Formel für das eocäne +Eotherium: $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$ an. Bei den recenten Manatusarten hatte also Reduktion der Antemolaren statt; gleichzeitig aber außergewöhnliche Vermehrung der Zahl der Backenzähne. Offenbar ist dies kein primitiver Charakter, da die fossilen Sirenen, z. B. +Eotherium und +Prorastomus keine Spur eines solchen beständigen Nachwuchses von Backenzähnen zeigen. Derselbe ist aber ein zweckmäßiger Erwerb für Tiere, die sich von Algen und anderen Wasserpflanzen ernähren, denen reichlich Sand beigemengt ist, der die Kauflächen abreibt. Die Molaren sind sexituberkulär; die Tuberkel sind zu je drei in zwei Querjochen angeordnet; dieses Bild wird durch Abkauen getrübt. Je nach Art und Alter haben die Molaren oben 3—4 Wurzeln, die, solange das Wachstum des Zahnes anhält, offen bleiben; unten sind es 2—3 Wurzeln.

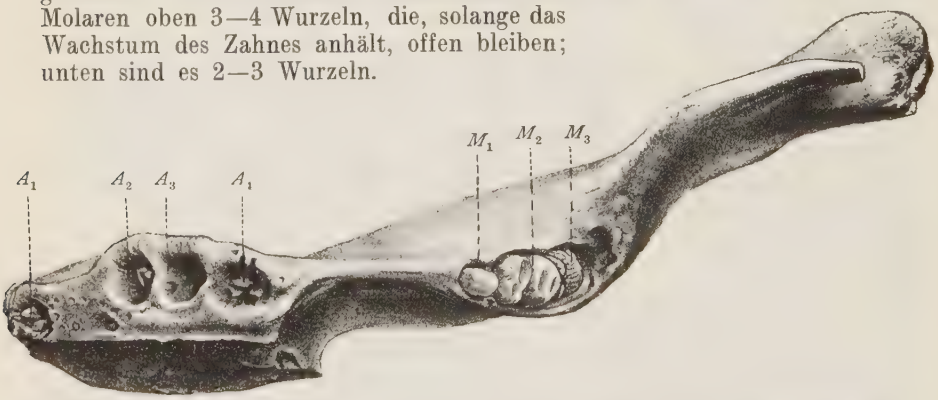


Fig. 321. Unterkiefer eines Embryo von Halicore dugong von 162 cm Rückenlänge. A_{1-4} Alveolen, in ihrer Tiefe Zahnrudimente. Nat. Gr. Von der Kaufläche gesehen. Nach Kükenthal.

Halicore hat im Zwischenkiefer jederseits 1 Incisivus, der alsbald, noch während des Embryonallebens [Kükenthal], vertreten wird durch einen Ersatzzahn, welcher sich beim Männchen zu einem Stoßzahn entwickelt mit permanentem Wuchs und 6—7 cm weit aus der Alveole hervorragt; beim Weibchen aber in derselben verborgen bleibt und ein Wurzelzahn ist. Dahinter folgen 5—6 Backenzähne, von denen die 2 vorderen Vorgänger im Milchgebiß hatten. Diese Backenzähne sind ohne Schmelzbekleidung, haben offene Wurzeln und anfänglich Querjoche wie bei Manatus, die sich aber bald abnutzen und im weiteren Wuchse sich zu wurzellosen Stiften umbilden, die sich mit Zement umkleiden und schließlich bis auf die letzten ausfallen. Der Unterkiefer unterscheidet sich hiervon nur durch die auf dem abgeschrägten symphysialen Stück auftretenden vier Zahnanlagen, die jederseits unter der Hornplatte liegen, in unverhältnismäßig weiten Alveolen. Von diesen Anlagen ist die erste die stärkste. Ihr Zahn hat eine Pulpahöhle. Dieses Zahnrudiment gehört der ersten Dentition an. Die Deutung der Zahnrudimente bzw. der Alveolen ist jedoch erst durch die Entdeckung der Unterkiefer der eocänen Gattungen +Eotherium, +Proto-

siren, +Eosiren ermöglicht worden (s. Vorgeschichte). Die zum Teil verkalkten Zahnrudimente von Halicore haben linguale Ersatzzahnanlagen. Da alle Antemolaren, mit Ausnahme der oberen Stoßzähne, resorbiert werden, spielt auch hier Reduktion eine große Rolle. Diese erreichte ihr Maximum bei +Rhytina. Sie äußert sich aber nicht nur in der Zahl der Zähne, sondern auch in deren Form. Die Sirenia sind somit diphyodonte Tiere, deren Gebiß progressiv Reduktion erfuhr, die zur Monophyodontie führt, wie in ihrer „Vorgeschichte" des Näheren dargelegt werden wird (S. 497). Dort wird auch die allmähliche Umbildung der Grundform der Sirenenmolaren ihre Deutung erfahren.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß der symphysiale Teil der Intermaxillaria und der Unterkiefer mit dicken Hornplatten bedeckt sei, die durch ihre Rauhigkeit geeignete Organe sind zur Zerreibung weicher Pflanzenteile. Die wenig vorstreckbare Zunge erstreckt sich bis an das Hinterende dieser Hornplatten. Namentlich ihr Vorderende ist gleichfalls mit verhornten, rückwärts gekrümmten Papillen besetzt; ihre Hinterfläche hat zahlreiche, zerstreute Papillae vallatae. Die Papillae foliatae bilden eine große Papillenplatte beiderseits an der Wurzel der Zunge. Die Geschmacksknospen und serösen Drüsen sind bei Manatus weit weniger ausgebildet; dagegen gut die Speicheldrüsen. Übereinstimmung mit den Cetaceen tritt also ganz zurück.

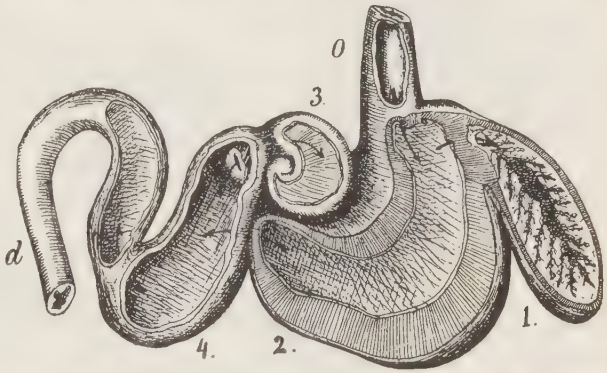


Fig. 322. Magen von Manatus im Längsschnitt. Nach Murie. *0* Ösophagus; *1* accessorischer Blindsack des Cardiamagens *2*; *3* einer der blindsackartigen Anhänge des Pylorusmagens *4*; *d* Duodenum.

Dies ist durchaus der Fall für den sehr auffallend gebauten Magen. An den Ösophagus schließt sich bei Manatus der Cardiamagen an mit starker Muscularis. In der Mucosa liegen tubulöse Drüsen mit Belegzellen. An der linken Seite besitzt der Cardiamagen einen accessorischen Blindsack, dessen Wand lange Drüsenröhren enthält, die durch Sammelgänge ausmünden und in ihrem peripheren Teil Hauptzellen, im übrigen Belegzellen führen [Pilliet et Boulart]. Der Cardiamagen geht mit starker Einschnürung in den Pylorusmagen über, der schwächere Muskulatur hat, Pylorusdrüsen und jederseits einen blindsackartigen Anhang von gleichem Bau wie der Pylorusmagen, von dessen Anfang sie sich ausstülpen. Bei Halicore erscheint der Cardiamagen weniger gestreckt, der kardiale Blindsack ist weniger abgeschnürt und mehr eine einigermaßen ausgestülpte Drüsenverdickung in der Nähe der Einmündung des Ösophagus; im übrigen gleicht der Magen von Halicore dem von Manatus, sowie dem von +Rhytina nach Stellers Beschreibung.

Der Darmkanal ist äußerst lang. Bei Halicore übertrifft er 13mal, bei +Rhytina gar 20mal die Körperlänge. Auffallender noch ist die Länge

des Colon; bei Manatus ist es nur wenig kürzer als der Dünndarm, bei Halicore, mehr noch bei + Rhytina, übertrifft es den Dünndarm bedeutend an Länge. Letzterer enthält zahlreiche Peyersche Haufen. Halicore hat das Coecum zugespitzt; bei Manatus besteht es aus einer medianen, weiten, rundlichen Tasche, jederseits mit einem fingerförmigen Anhängsel, welche sich dicht nebeneinander und zusammen mit der medianen Tasche in das Ileum öffnen. Die bilaterale Mesenterialfalte (*f*), die letzteres in der Fig. 323 überbrückt, setzt sich nach Kostanecki im Embryo bis zum Nabel fort und dokumentiert sich damit als Rest der Venae omphalo-mesentericae.

Vom Herzen ist seit langem bekannt, daß besonders bei Halicore der apikale Teil der beiden Ventrikel durch eine tiefe Kluft getrennt wird. Das arterielle System entwickelt umfangreiche Wundernetze, was wohl in Beziehung zum Tauchvermögen steht. Die Arteria infraorbitalis, die Arterien der Cervikal- und Brustgegend bilden an erster Stelle diese Wunder-

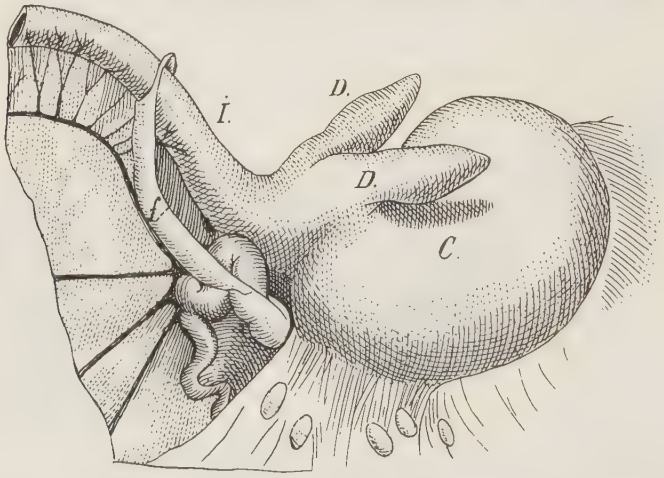


Fig. 323. Manatus inunguis. Nach Beddard. *C* Coecum; *D*, *D* seine Divertikel; *I* Ileum, über welches eine bilaterale Mesenterialfalte (*f*) sich beugt. Sie enthielt embryonal die Venae omphalo-mesentericae.

netze; sie finden sich auch in der Lenden- und Schwanzgegend und haben alle einen arteriellen und venösen Teil [Stannius]. Mächtige Wundernetze trennen auch die Dura mater von den unterliegenden Knochen der Schädelbasis und umgeben das Rückenmark. Es finden sich zwei obere Hohlvenen.

Neben den Wundernetzen darf als weitere funktionelle Übereinstimmung mit den Cetaceen der äußerst schräge Stand des Zwerchfelles gelten, wodurch es den Lungen möglich wird, sich weit nach hinten in der Leibeshöhle bis in die Nähe der Höhe des Anus auszudehnen. Ähnlichen Stand des Zwerchfelles hat auch der Elefant. Er kann demnach nur dann als Anpassungserscheinung von Wassertieren gelten, wenn er in einem faßförmigen Thorax auftritt (I, S. 316), nicht in einem immerhin kielförmigen wie beim Elefanten. Wenn erstere Thoraxform zusammenfällt mit geringer Zahl von sternalen Rippen, weist sie wohl auf kostale Atmung hin. Entsprechend der retrovelaren Lage der Epiglottis bei Sirenia erfolgt diese nur durch die Nasenlöcher, die zu dem Zwecke etwa um die Minute über

Wasser gehoben werden. Die Lungen sind lange, unverteilte, schmale Säcke, in denen die Bronchi so oberflächlich längs der Pleuraseite verlaufen, daß ihre Knorpelringe durchschimmern [Vrolik].

Die kurze Trachea teilt sich unmittelbar hinter der Cartilago cricoidea in die beiden Bronchi, welche vollständig geschlossene Knorpelringe enthalten, die vielfach spiralig verschmelzen. Der Larynx hat mit dem der Cetaceen nichts gemein; wohl weist er Verwandtschaft mit dem der Ruminantia auf. Die beiden Laminae des Thyreoid bleiben zeitlebens getrennt. Stimmbänder fehlen. Die Epiglottis liegt retrovelar. Lautäußerungen scheinen den Sirenia abzugehen.

Die im Gegensatz zu den Cetaceen glatten, langgestreckten, zylindrischen Nieren nehmen eine Sonderstellung ein, gehören aber nach Freund (1912) zu den verschmolzenen Nieren mit glatter Oberfläche, die allerdings bei Manatus ganz oberflächlich gelappt erscheint. Die zahlreichen Markpyramiden, die fast völlig von dieser Verschmelzung frei bleiben, sind der Länge nach segmental angeordnet an zwei langen, längsgerichteten Nierengängen, die sich zum Ureter vereinigen, so daß ein eigentliches Nierenbecken fehlt.

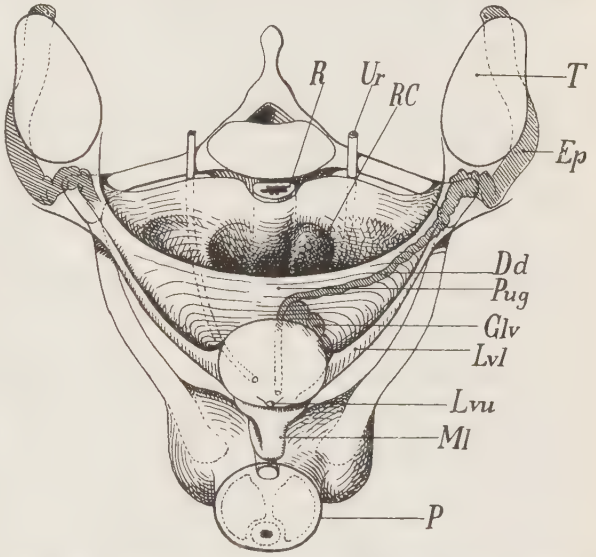


Fig. 324. Schema der Lagerung der männlichen Beckenorgane von Halicore dugong Erxl. Nach Freund. *Dd* Vas deferens; *Ep* Epididymis; *Glv* Glandula vesicularis; *Lvl* Ligamentum vesicale laterale; *Lvu* Lig. vesico-umbilicale; *Ml* Musc. levator penis; *P* Penis im Querschnitt; *Pug* Plica urogenitalis; *R* Rectum; *RC* Coelom-recessus; *T* Testikel; *Ur* Ureter.

Auch im männlichen Geschlechtsapparat sind die Sirenia prinzipiell von den Cetaceen verschieden. Zunächst folgt aus der Lage der abgeflachten Testikel in der unmittelbaren Nähe der Nieren, an der Wurzel des Diaphragma, sowie aus ihrer nur auf die Ventralfläche beschränkten Peritonealbekleidung, daß sie, wie die Elefanten, zu den primären Testiconda gehören. Sie unterscheiden sich aber von diesen durch die Ausbildung eines männlichen Ligamentum latum, das der Plica urogenitalis entstammt (I, S. 369), wie aus der Abbildung von Freund erhellt. Riha wies ferner neben dem bekannten Vorkommen der Glandulae vesiculares eine Prostata und das Fehlen von Cowperschen Drüsen nach. Auch mächtige Corpora cavernosa penis. Daneben ein Corpus cavernosum urethrae, das verhältnismäßig schwach ist, auch am kegelförmigen Ende des Penis, das der Eichel entspricht, ventralwärts abgeknickt ist und in der Ruhelage in der Penis-

scheide zurückgezogen liegt. Oben wurde bereits berichtet, daß jederseits vom Beckenknochen der Musculus ischio-cavernosus, bulbo-cavernosus und levator penis entspringt; ein M. retractor penis fehlt. Der Uterus ist zweihörnig.

Nach P. Harting und W. Turner ist die Placenta adeciduat, anfänglich mit diffusen Zotten, die sich später aber, dem einen Eipole näher, gürtelförmig anordnen. Hierzu ist aber auf die Komplikation zu weisen, daß offenbar zwei Arten von Zotten auftreten: kleinere, die unversehrt aus den Krypten des Uterus zu ziehen waren und größere, bei denen dies nicht gelang. Letztere bleiben also vermutlich nach der Geburt der Uteruswand angeheftet und werden resorbiert.

Diagnose. Die Sirenia sind große, plumpe, zylindrisch geformte, herbivore Säuger. Durch ausschließliches Leben im Wasser erfuhr das Haarkleid Reduktion bis auf zerstreut stehende Haare, die auf der Schnauze zu Borsten und Sinushaaren ausgebildet sind; wurden die Vorderextremitäten flossenartig, jedoch mit Erhaltung der Gelenkung im Ellenbogengelenk und beschränkter Gelenkung im Handgelenk und den distaleren Gelenken; gingen die Hinterextremitäten verloren bis auf Rudimente des Beckens und zuweilen des Femur; erhielt der Schwanz eine horizontale Flosse. Tympanicum ringförmig, Petrotympanicum dem Schädel lose angelagert. Foramen opticum und Foramen sphenorbitale getrennt. Lacrymale undurchbohrt. Clavicula fehlt. Gehirn nahezu lissencephal, mikrosmatisch; Geruchsorgan mit wenigstens 2 Ethmoturbinalia. Symphysialer Teil des Gaumens mit hornigen Reibeplatten. Gebiß diphyodont; Antemolaren reduziert; Zahl der Molaren entweder vermehrt, oder mit Tendenz zu Vereinfachung und Ausfall, mit Andeutung, daß sie von sexituberkulärem, zweijochigem Typus abzuleiten sind. Zwei brustständige Zitzen; Testikel abdominal; Uterus bicornis; Placenta adeciduat; gürtelförmig; unipar.

Geographische Verbreitung. Von den recenten Vertretern ist das Genus Halicore mit seinen drei Arten auf das Rote Meer, die Küsten Australiens, den Indischen Archipel bis zu den Philippinen, auf die Küsten des Indik bis zur Straße von Mocambique, sowie auf die tropisch und subtropisch gelegenen Inseln dieses Ozeans mit Ausnahme von Madagaskar beschränkt. Eine Art des Genus Manatus findet sich in den Flüssen und Flußmündungen an der Westküste Afrikas, ungefähr vom 16. Grad nördl. Br. bis zum 10. Grad südl. Br. (M. senegalensis). Von den beiden amerikanischen Arten lebt M. inunguis im Amazonenstrom, dehnte sich aber nach Dilg früher längs der Küste Brasiliens bis zum 20. Grad südl. Br. aus. M. latirostris bewohnt die Karaibische See und die amerikanischen Küsten des Atlantik von Florida bis Nord-Brasilien sowie den Orinoco.

Taxonomie.

Rechnen wir die erst seit kurzem ausgerottete Stellersche Seekuh hinzu, so verteilen sich die recenten Sirenia naturgemäß in drei nach Bau, Lebensweise und geographischer Verbreitung getrennte Familien.

1. Familie: MANATIDAE. Das funktionierende Gebiß besteht nur aus Molaren, die durch horizontalen Zahnwechsel einander in unbeschränkter Zahl (wenigstens bis 20) vertreten, infolge beständiger Neubildung am Hinterende der Zahnreihe und Ausfall des jeweiligen abgeriebenen vordersten Zahnes. Sie sind tuberkular-zweijochig. Schwanzflosse spatelförmig. Lacrymale rudimentär. Intermaxillare wenig herabgebogen. Magen mit zwei Coeca am pylorialen Teil: der Cardiamagen mit Drüsenblindsack. Coecum mit zwei fingerförmigen Anhängen. Sechs Halswirbel. Mit oder ohne Nagelrudimenten. Hauptsächlich fluviatil, auch litoral; von Monokotylen sich nährend. Das einzige Genus MANATUS Storr mit den Merkmalen der Familie enthält jedenfalls zwei südamerikanische Arten, von denen *M. latirostris* Harlan die Küsten Amerikas von Florida bis Nord-Brasilien und die Antillen; *M. inunguis* Natt., durch Fehlen der Nagelrudimente und osteologische Unterschiede ausgezeichnet, die Flüsse Brasiliens bewohnt (s. oben). Der altweltliche Vertreter *M. senegalensis* Desm. kommt an der atlantischen Seite Afrikas vom 16.° nördl. Br. bis 10.° südl. Br. vor.

2. Familie: HALICORIDAE. Intermaxillare beim Männchen mit einem Stoßzahn mit permanentem Wuchs, beim Weibchen in der Alveole verborgen. $\frac{5}{5}$—$\frac{6}{6}$ Molaren ohne Schmelzbekleidung, die stiftförmig und wurzellos werden und sich mit Zement umkleiden. Schwanzflosse in zwei Zipfel ausgezogen. Pylorusmagen mit zwei Coeca, Cardiamagen mit großer Drüsenverdickung. Coecum einfach. 7 Halswirbel. Keine Nagelrudimente. Lacrymale deutlich. Symphysialer Teil des Intermaxillare stark herabgebogen, symphysialer Teil des Unterkiefers dementsprechend stark abgeschrägt; beide mit dicker Hornplatte. Marine Tiere, die sich von Zostera- und Halophila-Arten nähren.

Nur ein Genus, HALICORE Illig., mit den Merkmalen der Familie. Die bekannteste Art ist der 3,50 m lange *H. dugong* Erxleb. an den Küsten des Indik (s. oben). Auf geringe Unterschiede hin hat man die im Roten Meer lebende Halicore als *H. hemprichi* Ehrenb. und die an den Küsten Australiens und Neu-Guineas lebende als *H. australe* Owen abgetrennt.

3. Familie: †RHYTINIDAE (Hydrodamalidae). Zahnlos. Schwanzflosse in zwei Zipfel ausgezogen. Pylorusmagen ohne Coeca. Coecum einfach. 7 Halswirbel. Kopf und Vorderextremitäten klein. Zwischenkiefer groß, mäßig herabgebogen. Marin, von Algen sich nährend.

†RHYTINA Illig. (Hydrodamalis Retz.)[1]). Stellersche Seekuh: †*Rh. stelleri* Retz. (Rh. gigas Zimm.). Wegen ihrer borkigen Haut auch als Borkentier bekannt, lebte in Kamtschatka und den Behrings-Inseln und wurde auf letzteren 1741 durch Steller entdeckt und beschrieben, aber noch in demselben Jahrhundert ausgerottet, wenn auch einzelne Exemplare noch länger lebten und nach Nordenskiöld selbst noch im Jahre 1854 das letzte gesehen wurde. Diese ungeschlachten, bis 8 m langen Tiere weideten in Herden die Tangwiesen ab.

---

1) Hydrodamalis Retz. hat zwar die Priorität, Rhytina gehört aber den anerkannten Nomina conservanda an (Proc. Zool. Soc., London 1924, S. 347).

Vorgeschichte der Sirenia.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die vorstehende Behandlung der wichtigsten anatomischen Merkmale war eine durchlaufende Widerlegung der Ansicht, daß die Sirenia den Cetaceen zuzurechnen seien, wie dies früher sehr allgemein geschah. Aber bereits Forscher, wie de Blainville, später R. Owen u. a., deren Blick nicht an der Oberfläche hängen blieb, erkannten, daß beide Abteilungen zu scheiden sind. Unsere Zeit tut dies in richtiger Erkenntnis, daß die Ähnlichkeiten beider Ausfluß sind der Lebensweise, die in mancherlei Punkten übereinstimmt. Denn wenn auch die Cetaceen carnivore Tiere sind, die sich vom Lande ganz frei gemacht haben, während die Sirenia als Herbivora durchaus an dessen Nähe gebunden sind, so beeinflußte dennoch deren amphibiotische Lebensweise ihren Körper derart, daß manche Ähnlichkeit mit den Cetaceen hervorgerufen wurde oder zur Ausbildung kam. Als solche sind

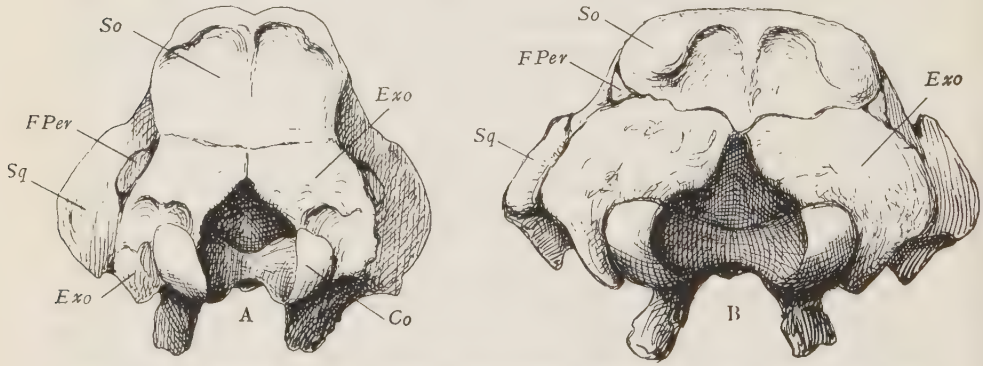


Fig. 325. Hinterhauptsregion zweier primitiver Sirenen aus dem Mitteleocän von Kairo, Ägypten (untere Mokattamstufe). A: Eotherium aegyptiacum Owen, B: Protosiren Fraasi Abel. Der Schädel der letzteren Art ist etwa doppelt so groß wie jener der ersten. — Zu beachten ist die Verschiedenheit des Supraoccipitale. *Exo* Exoccipitale; *Co* Condylus occipitalis; *FPer* Facies Periotici Fonticuli Mastoidei; *SO* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum. Fig. A in $^1/_2$, B in $^1/_4$ nat. Gr. Originalzeichnung von O. Abel.

zu nennen: Schwund der hinteren Extremitäten, Ausdehnung der Lungen nach hinten und damit sehr schräger Stand des Zwerchfells, Ausbildung von Wundernetzen, Schwund der Ohrmuschel, der tubulösen Hautdrüsen, des Haarkleides. Letzterer geschah aber bereits in ganz anderer Weise als bei Cetaceen, so auch andere Reduktionserscheinungen, die das Gehörorgan, die Vorderextremität, die Nasenhöhle, das Gebiß erfuhren.

Andere Organe, wie Gehirn, Gebiß, Wirbelsäule, Schädel, Magen, Larynx, männlicher Geschlechtsapparat, Zitzen, sind nach grundverschiedenem Typus gebaut, so daß man nicht sagen kann, daß der Unterschied der Cetacea und Sirenia darauf beruhe, daß die Vorfahren der ersteren vor längerer Zeit sich dem Wasserleben anpaßten und dementsprechend tiefgreifender modifiziert wurden. Die Modifikation ging eben auch von anderer Basis aus.

Oben wurde bereits wiederholt angedeutet, daß auch die recenten Sirenia in einzelnen Organen Ungulatenmerkmale bewahrt haben. So der Larynx, der männliche Genitalapparat, die Nasenhöhle, die an Tapire erinnert, die Form der Molaren. Beddard erwähnt auch eine elefantine Besonderheit am Gehirn. Spezialisierung hat aber andere Übereinstimmungen verwischt.

Reiche Funde von Fossilen zeigen nun, daß früher die Sirenia reicher vertreten waren, auch geographisch ausgedehnter, und daß diese Reste die generalisierten Ungulatenmerkmale stets deutlicher aufweisen, je weiter wir zurückgehen.

Die Vorgeschichte der Sirenen läßt sich einstweilen nur bis in das Mitteleocän (Untere Mokattamstufe von Kairo) zurückverfolgen, ist aber von diesem Zeitpunkte angefangen durch eine große Zahl von Funden, namentlich aus den mediterranen Tertiärbildungen, so gut belegt, daß wir über die Stammesgeschichte der Sirenen seit dem mittleren Eocän eine ziemlich genaue Kenntnis besitzen.

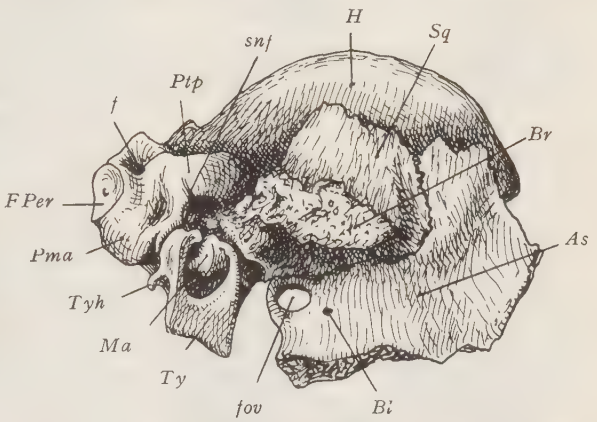


Fig. 326. Rechtsseitige Oticalregion von Eotherium aegyptiacum, von außen gesehen. Mitteleocän von Kairo. — Das Schädeldach ist entfernt, so daß außer den Ohrknochen nur ein Fragment des Squamosums (*Sq*) und ein Teil des Alisphenoids (*As*) sichtbar ist; darüber liegt der Hirnhöhlenausguß (*H*) als Steinkern. *Br* bezeichnet die Bruchstelle an der Basis des Jochfortsatzes des Sq. *FPer* Facies Periotici Fonticuli Mastoidei; *f* trichterförmiges Foramen an der Dorsalseite des Perioticums; *Ptp* Pars temporalis Petrosi; *snf* Sulcus Nervi facialis; *Bl* Blutgefäßkanal; *fov* Foramen ovale; *Ty* Tympanicum; *Ma* Malleus; *Tyh* Tympanohyale; *Pma* Pars mastoidea Petrosi. $^3/_4$ nat. Gr. Nach O. Abel, 1912.

Der primitivste Typus unter den Sirenen tritt uns in der Gattung +*Eotherium* Owen entgegen. Zuerst nur durch einen Ausguß des Hirnhöhlenraumes eines Schädeldaches bekannt, haben spätere Funde eine eingehende Kenntnis des Skeletes dieser Type gebracht. Das Gebiß von +Eotherium aegyptiacum Owen war noch vollständig, also 3. 1. 4. 3 oben und unten, und diesem permanenten Gebiß ging ein Milchgebiß voraus, das durch 3 I, 1 C und 4 P ersetzt wurde. Die Prämolaren waren durchaus einwurzelig und die spitze, kegelförmige Krone nimmt gelegentlich die Gestalt einer dreikantigen Pyramide an, deren Vorderkante glatt ist, während an den Haupthöcker ein innerer und ein äußerer Nebenhöcker am Ende der beiden anderen Kanten angeschlossen sind. Bei einem Prämolaren einer verwandten Form aus dem Eocän Oberitaliens sind statt dieser beiden Nebenhöcker deren drei übereinander an jeder Seitenkante vorhanden. Diese stets einwurzeligen Prämolaren machen einen außerordentlich primitiven Eindruck, und eine weitere Spezialisation oder gar

eine Molarisierung, wie sie in anderen Huftierstämmen eintrat, hat bei den Sirenen überhaupt nicht stattgefunden, denn schon im Eocän setzt die Reduktion des Ersatzgebisses, die am Hinterende des Prämolarenabschnittes beginnt, ein; zuerst geht P 4, dann, in weiterer phylogenetischer Folge, P 3 und schließlich auch die vorderen P verloren. So bleibt bei den aus +Eotherium hervorgegangenen jüngeren Sirenen, wie z. B. bei dem oligocänen +Halitherium Schinzi Kaup aus den Meeressanden des Mainzer Beckens, der vordere Abschnitt der Milchbackenzähne bis in höheres Lebensalter erhalten und das gleiche spielt sich auch bei +*Metaxytherium* Christol und dem aus dieser miocänen Gattung hervorgegangenen +*Felsinotherium* Capellini. aus dem Pliocän der Mittelmeerregion ab. So bleiben bis in höheres Alter neben den sonst durch Prämolaren ersetzt werdenden Milchmolaren die drei persistenten Molaren bestehen, die ja derselben Dentition angehören. Dieses Beispiel zeigt sehr deutlich, daß die allgemein übliche Zählung der „bleibenden" Molaren als M 1, M 2, M 3 den morphologischen Verhältnissen keine Rechnung trägt und richtiger durch eine Zählung als M 5, M 6, M 7 ersetzt werden sollte.

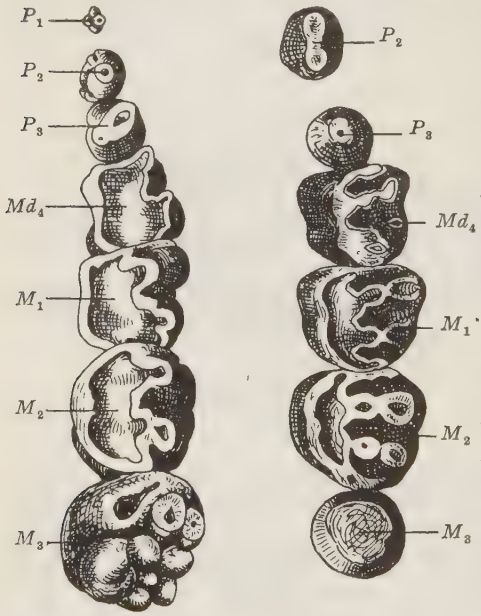


Fig. 327. Vergleich der Backenzahnreihen des linken Oberkiefers von Halitherium Schinzi Kaup aus dem Oligocän Mitteldeutschlands (links) und Miosiren Kocki Dollo aus dem Miocän Belgiens (rechts), um die verschiedene Ausbildung des *M 3* beider Arten zu zeigen. Nach Louis Dollo. *P* Prämolaren; *Md 4* letzter Milchmolar; *M* Molaren. Der letzte Prämolar (*P 4*) ist bei beiden Arten unterdrückt, so daß der letzte Milchmolar hier nicht mehr gewechselt worden ist.

Die oberen Molaren von +Eotherium sind dreiwurzelig, sehr niedrig und aus sechs Höckern aufgebaut, von denen drei ein vorderes und drei ein hinteres Querjoch bilden. Der allgemeine Charakter der oberen Molaren entspricht dem gewisser sehr primitiver Ungulaten aus dem Paläocän, wie z. B. dem der +Pleuraspidotheriidae. Die unteren Backenzähne, die langgestreckte, aber auch sehr niedere Kronen aufweisen, weisen ebenso einen paläocänen, sehr primitiven Ungulatentypus auf.

Die Zwischenkiefer von +Eotherium sind noch nicht so stark nach abwärts geknickt, wie dies bei den jüngeren Gliedern der mit +Felsinotherium endenden Stammesreihe oder bei der durch die lebende Gattung Halicore vertretenen Reihe der Fall ist; dementsprechend ist auch der Unterkiefer noch nicht so gestaltet wie bei +Halitherium, +Metaxytherium, +Felsinotherium, Halicore usw., sondern nur wenig abwärts gebogen. Im Profil betrachtet, sind die vorderen Zähne vom $I_{\overline{1}}$ bis einschließlich $P_{\overline{1}}$ auf den später stark abgeknickten Vorderteil des Unterkiefers gestellt, während, durch ein Diastem vom $P_{\overline{1}}$ getrennt, auf dem geraden Teile

des Unterkiefers die übrigen Backenzähne $P_{\frac{2}{2}}$—$M_{\frac{3}{3}}$ stehen. Der obere $I^{\frac{1}{1}}$ ist der stärkste von allen I und war wohl durch ein Diastem von den hinteren I getrennt, wie dies bei +*Protosiren* Abel der Fall ist.

Im Schädel fällt das Vorhandensein sehr großer Nasalia und gut ausgebildeter Lacrymalia auf; die letzteren sind noch von einem großen Foramen lacrymale durchbohrt. Diese Merkmale weisen neben dem primitiven Gebiß und anderen Kennzeichen +Eotherium den tiefsten Platz unter allen bisher bekannten Sirenen an. Die Knochen der Ohrregion sind jedoch bereits in denselben Grundzügen gebaut, wie dies bei den jüngeren Angehörigen der Sirenen der Fall ist.

Schon bei +Eotherium ist eine merkwürdige Veränderung der Knochenstruktur festzustellen, die im Verlaufe der Stammesgeschichte bis zu +Fels-

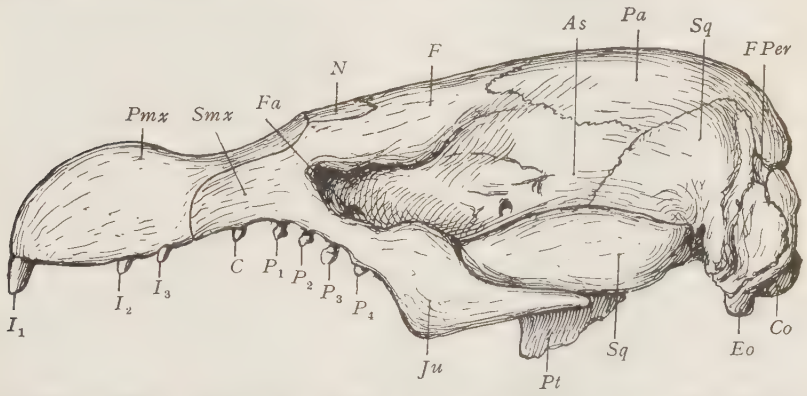


Fig. 328. Schädel von Protosiren Fraasi Abel, von der Seite gesehen. Rekonstruktion. Geologisches Alter: Mitteleocän (Untere Mokattamstufe von Kairo, Ägypten). Schädellänge ungefähr 33 cm. *As* Alisphenoid; *C* Canin; *Co* Condylus occipitalis; *Eo* Exoccipitale; *Fa* Foramen antorbitale; *F* Frontale; *FPer* Facies Periotici Fonticuli Mastoidei (Stelle des Perioticums, die bei den Sirenen am Hinterhaupte zwischen *So*, *Sq* und *Eo* frei austritt, vgl. Fig. 325); *I 1—3* 1.—3. Incisiv; *Ju* Jugale; *N* Nasale; *Na* Nasenöffnung; *P1—4* 1.—4. Prämolar; *Pa* Parietale; *Pt* Pterygoideum; *Pmx* Praemaxillare; *Sq* Squamosum; *Smx* Supramaxillare. Originalzeichnung von O. Abel.

inotherium eine immer fortschreitende Steigerung erfahren hat. Dies ist die Erscheinung der Pachyostose, einer Erkrankung des Knochens, bei der es zu einem Verschlusse der Haversischen Kanäle und der Ausbildung einer so dichten Struktur kommt, daß der Knochen muschelig bricht, ebenso wie bei dem miocänen Bartenwal +Pachyacanthus aus dem Sarmatium des Wiener Beckens. Bei +Eotherium sind das Schädeldach und die Hinterhauptsregion pachyostotisch verändert, der Unterkiefer und die Gesichtsknochen zeigen jedoch erst die Anfänge dieser Erkrankung. Auch die Lendenwirbel und die hinteren Brustwirbel sind noch nicht von Pachyostose befallen, die in der Region der vorderen Brustwirbel einsetzt. Damit steht in Zusammenhang, daß die hinteren Rippen ein für Ungulaten sonst normales Verhalten aufweisen, während die vordere Abteilung des Thorax stark pachyostotisch infiziert erscheint, so daß die Grenze zwischen normaler Knochenbildung und pathologischer Veränderung mitten durch den Thorax verläuft. Bei der sich an +Eotherium genetisch

unmittelbar anschließenden Gattung +*Eosiren* Andrews aus dem Obereocän Ägyptens ist die Pachyostose des Thorax schon weiter nach hinten vorgeschritten, aber noch immer sind die hinteren Brustwirbel und die Lendenwirbel, ebenso die hinteren Rippen weit schlanker und zarter gebaut als die vorderen Brustwirbel und Halswirbel und die vorderen Rippen. Von da an steigert sich die Pachyostose von Stufe zu Stufe, so daß bei dem miocänen +Metaxytherium der Thorax einheitlich pachyostosiert erscheint.

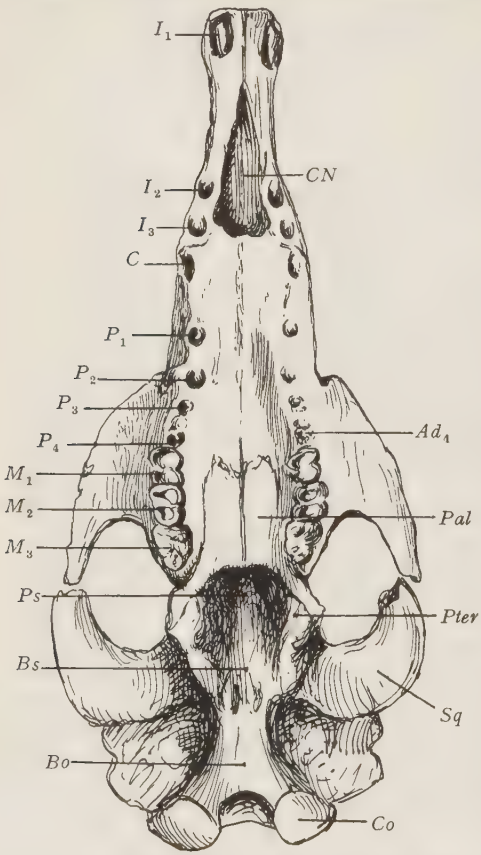


Fig. 329. Schädel von Protosiren Fraasi Abel aus dem Mitteleocän von Kairo, von der Unterseite gesehen. Vgl. Fig. 328. Zähne I_1—I_3, C, P_1—P_4, M_1—M_3. Außerdem im linken *Smx* die Alveolen für den letzten Milchmolaren sichtbar (*Ad4*). Molaren stark abgekaut, somit älteres Individuum. *CN* Canalis nasopalatinus; *Co* Condylus occipitalis; *Ps* Praesphenoideum; *Bs* Basisphenoideum; *Bo* Basioccipitale; *Pal* Palatinum; *Pter* Pterygoideum; *Sq* Squamosum. Originalzeichnung von O. Abel.

Von besonderer Wichtigkeit war die Feststellung, daß +Eotherium aegyptiacum noch ein funktionelles Hüftbein mit großem Acetabulum und regulärem Foramen obturatorium besaß. Aus der Größe und aus der Beschaffenheit der Gelenkpfanne für den Oberschenkelknochen darf auf ein noch wohlentwickeltes Hinterbein geschlossen werden, das aber schon bei der eocänen +Eosiren libyca Andrews funktionslos gewesen sein muß, da hier das Acetabulum starke Reduktionserscheinungen aufweist. Bei dem oligocänen +Halitherium ist durch Schmidtgen das rudimentäre Femur genauer bekannt geworden, das, wie die distalen Gelenkflächen beweisen, noch mit einer, wenn auch ebenfalls schon stark reduzierten Tibia in gelenkiger Verbindung gestanden haben muß. Vielleicht waren also sogar noch im Halitherium-Stadium, wenigstens gelegentlich, wie dies ja bei rudimentären Bildungen Regel ist, Spuren der Hinterextremität auch noch äußerlich sichtbar, doch sind sie wohl schon bei +Metaxytherium und bei allen jüngeren Formen nur mehr in den Weichteilen eingebettet und äußerlich ebensowenig sichtbar gewesen wie bei den lebenden Walen.

Die von Abel (1904) zusammengestellte Entwicklungsreihe der Hüftbeinrudimente der Sirenen gibt ein gutes Bild von dem Einflusse des „Nichtgebrauches von Organen" auf ihre Formbildung (Fig. 331). Bei +Eotherium ist

das Foramen obturatorium noch wohl ausgebildet, wenngleich die vordere Hüftlochspange schon sehr dünn erscheint. Bei +Eosiren ist, wie Stromer 1921 gezeigt hat, das Hüftloch entweder ganz verschwunden oder auf eine kleine Perforation des unterhalb des Acetabulums liegenden Hüftbeinteiles beschränkt. Auch bei dem oligocänen +Halitherium sind noch, wie Schmidtgen dargelegt hat, gelegentlich derartige kleine Perforationen zu beobachten, die zum Durchtritte des Nervus obturatorius dienten; sonst ist schon bei +Eosiren und bei den jüngeren Formen das Foramen obturatorium verschwunden und Pubis und Ischium sind zu einer einheitlichen lateral abgeflachten Platte unterhalb des Acetabularabschnittes verwachsen. Mitunter ist das Foramen obturatorium an den Vorderrand des Hüftbeinrudimentes gerückt, und daraus erklären sich Bildungen wie am Becken von +Metaxytherium Petersi Abel. Bei +Felsinotherium ist schließlich auch das Acetabulum verloren gegangen, und bei der lebenden Halicore (Fig. 319) ist bisher nur an einem einzigen Individuum ein Rudiment des Acetabulums in Gestalt einer winzigen ovalen Gelenkfläche für ein leider bei der Mazeration verloren gegangenes Femurrudiment zu beobachten gewesen. Der Reduktionsprozeß der Hüftbeine ist also bei den Sirenen in einer durchaus analogen Weise verlaufen wie bei den Walen [Abel].

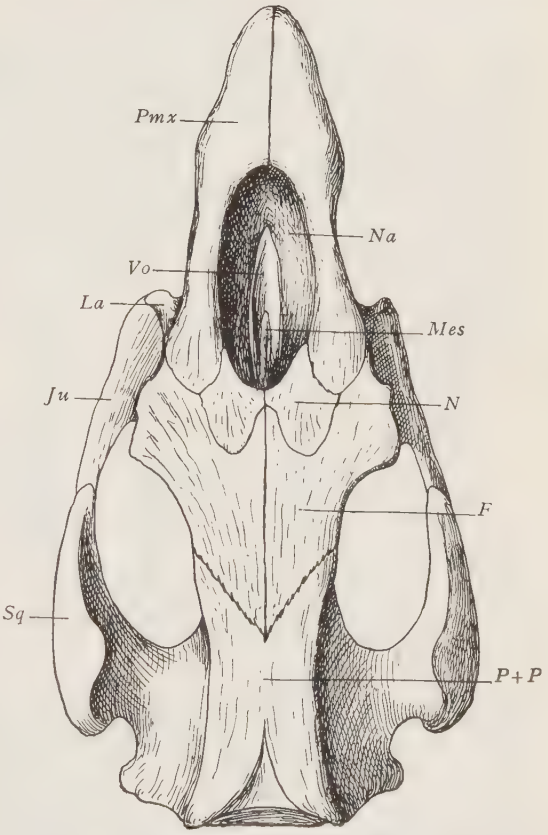


Fig. 330. Schädel von Eosiren libyca Andrews aus der oberen Mokattamstufe (Obereocän) des Fayûm, Ägypten, von der Oberseite gesehen. Rekonstruktion auf Grundlage mehrerer Individuen. $^1/_3$ d. nat. Gr. *F* Frontale; *Ju* Jugale; *La* Lacrymale; *Mes* Mesethmoideum; *N* Nasale; *Na* Nasenöffnung; *P* Parietale; *Pmx* Praemaxillare; *Sq* Squamosum; *Vo* Vomer. — Die beiden Parietalia (*P*+*P*) sind in der Mittellinie bei vollständig verwischter Nahtgrenze verwachsen. Originalzeichnung von O. Abel.

Der Umstand, daß die Sirenen schon im Eocän im wesentlichen dieselbe Lebensweise geführt haben dürften, wie z. B. die lebende Halicore oder Manatus, so daß eine Änderung der Umweltsreize auf die Gestaltung und Formbildung der Sirenen in Wegfall kam und die Stammesgeschichte der Sirenen nur das Bild einer langsamen, stetigen und gleichmäßig sich

steigernden Anpassung an die Umwelt darbietet, ermöglicht uns, in der Gruppe der Sirenen einige Stammesreihen in einer Geschlossenheit zu verfolgen, wie dies bei Gruppen, die im Laufe ihrer Stammesgeschichte starke Umweltsveränderungen zu erleiden hatten und sich zu gewissen Zeiten scheinbar sprunghaft, d. h. sehr rasch an neue Verhältnisse anzupassen gezwungen waren, kaum möglich ist.

Ursprünglich waren die Sirenen des mit +Eotherium beginnenden Stammes kleine Formen, deren Körperlänge etwa 1½ m erreichte, während die pliocänen Felsinotherien der Mittelmeerregion eine Körperlänge von 3,5 m besaßen. Soweit wir aus den bisher bekannten Überresten ein Urteil gewinnen können, ist das Mittelmeergebiet das Ursprungsgebiet der Sirenen gewesen. Von hier haben sie schon im Eocän, wie der Fund des Schädels von +Prorastomus sirenoides Owen auf Jamaika beweist, den Weg bis nach Westindien gefunden und vielleicht haben auch noch in späterem Tertiär Untiefen zwischen Europa und Westindien bestanden,

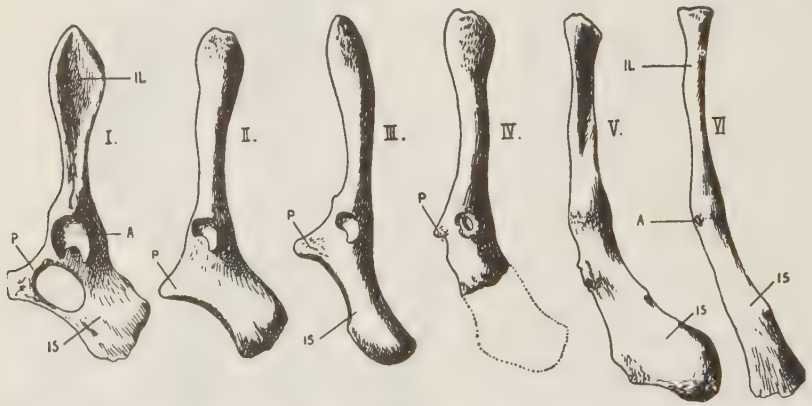


Fig. 331. Die stufenweise Reduktion der Hüftbeine der Sirenen. I Eotherium, Mitteleocän; II Eosiren, Obereocän; III Halitherium, Oligocän; IV Metaxytherium, Miocän; V Halicore dugong, Holocän; VI Halicore Hemprichi, Holocän; *IL* Ilium; *P* Pubis; *Is* Ischium; *A* Acetabulum. Nach O. Abel, 1906.

die es Angehörigen des +Halitheriinenstammes ermöglicht haben, sich vom Mittelmeergebiet aus bis nach der atlantischen Küste Nord-Amerikas, ja bis nach Kalifornien zu verbreiten. So würde das Vorkommen einer einstweilen fraglich der Gattung +Halitherium zugewiesenen Sirene im Tertiär von Porto Rico [W. D. Matthew, 1916] erklärt sein, das Vorkommen einer Art der mediterranen Gattung +*Metaxytherium* im Tertiär von Florida [O. P. Hay, 1922] und schließlich die Entdeckung eines ziemlich gut erhaltenen Schädels und anderer Skeletreste von +Metaxytherium Jordani Remington Kellogg im Obermiocän Kaliforniens. Da der Golf von Mexiko erst in späterer Zeit (Mittelpliocän) gegen den Pazifik abgeschlossen wurde, bis zu dieser Zeit aber eine ungehinderte Verbindung zwischen der atlantischen und pazifischen Küste bestand, ist die Entdeckung von +Metaxytherium an der pazifischen Küste zu erwarten gewesen.

Die +*Halitheriinae*, die wir als Unterfamilie der Halicoridae unterscheiden, waren nicht der einzige Stamm, der im Mittelmeergebiet ent-

standen ist. Neben der zweiten Unterfamilie der Halicorinae, deren einziger recenter Vertreter Halicore im indopazifischen Gebiet lebt, während +*Rhytina* Illig. (+Hydrodamalis Retz.) den den Halicorinae verwandten Stamm der +*Rhytinidae* (+Hydrodamalidae) repräsentiert, lebten im Mittelmeergebiet noch verschiedene andere Stämme, von denen der der +*Rhytiodinae* mit der eigenartig spezialisierten Gattung +*Rhytiodus* Lartet aus dem Miocän Frankreichs der bemerkenswerteste ist.

Den Rang einer selbständigen, schon im Mitteleocän von den +Halitheriinae getrennten Unterfamilie der Halicoridae nehmen die +*Miosireninae* ein. Die Reihe beginnt mit +*Protosiren Fraasi* Abel, geht von hier zu der obereocänen Gattung +*Archaeosiren* Abel (+A. Stromeri Abel) über und findet sich noch im Miocän durch die jüngste und letzte Gattung +*Miosiren* Dollo (Miosiren Kocki Dollo aus dem Miocän Belgiens) vertreten. Alle Angehörigen dieser Unterfamilie zeichnen sich durch eine auffallende Konstanz der schon im Mitteleocän ausgeprägten Merkmale aus. Zu den wichtigsten gehört unter anderem die Anordnung und das relative Größenverhältnis der Knochen des Hinterhauptes, das gerundete Schädeldach und die viel später einsetzende Pachyostose, die bei +Protosiren Fraasi Abel fast nur auf den Schädel beschränkt ist, während die Wirbel

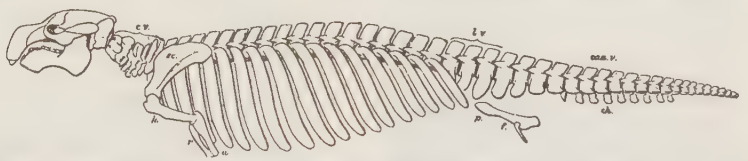


Fig. 332. Skelet von Halitherium Schinzi. Mitteloligocän von Mainz. $^1/_{25}$ nat. Gr. *cv* Halswirbel; *d* Brustwirbel; *lv* Lendenwirbel; *cauv* Schwanzwirbel; *sc* Scapula; *h* Humerus; *r* Radius; *u* Ulna; *p* Becken; *f* Femur; *ch* Hämapophysen. (Aus dem Guide to the Foss. Mamm. and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, XXX, 1909.)

und Rippen noch nicht pachyostotisch geworden sind. Die Gehirnform ist von der der +Halitheriinen sehr verschieden, die Großhirnhemisphären sind breiter und nicht durch einen tiefen Medianspalt getrennt usw. Bei den jüngeren Angehörigen des Stammes (+Archaeosiren und +Miosiren) ist die Reduktion des letzten Molaren des Oberkiefers bemerkenswert, die insbesondere bei +Miosiren stark in Erscheinung tritt (Fig. 327). Während innerhalb der +Halitheriinae die Komplikation der Molaren bei +*Felsinotherium* infolge des Auftretens zahlreicher neuer Sperrhöcker und Randpfeiler einen hohen Grad erreicht, bleiben die Molaren der +Miosireninae auf derselben Stufe stehen, die die Sirenen im Alttertiär erreicht hatten und auf der die Manatidae, die schon sehr frühzeitig ihr Ursprungsgebiet, nämlich das Mittelmeer, verlassen und mit dem Atlantik vertauscht haben, bis heute stehen geblieben sind.

Die Manatidae haben nur wenige fossile Vertreter in tertiären Ablagerungen der atlantischen Küsten zurückgelassen und diese sind zu wenig bezeichnend, um weitere phylogenetische Schlüsse zu gestatten. Am sichersten ist die Bestimmung als eines Gliedes dieser Familie bei dem im Oligocän Belgiens gefundenen +Manatherium Delheidi Hartlaub, von dem ein Kieferrest mit Zähnen vorliegt. +*Prorastomus* Owen aus dem Eocän Jamaikas gehört in die Verwandtschaft der Manatidae, wie namentlich aus

der Form der oberen Molaren hervorgeht, die zwei transversale Joche besitzen wie die Molaren der Gattung Manatus, von der aus Südkarolina und Argentinien dürftige Überreste aus dem Pliocän bekannt geworden sind.

XIII. Ordnung: +Notoungulata.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Während wir in den +Pyrotheria eine relativ formenarme Gruppe von Huftieren kennen lernen werden, die in Süd-Amerika vom Untereocän (Notostylopsschichten = Casamayor) bis zum Oberoligocän (Pyrotheriumschichten = Deseadoformation) lebten, bilden die übrigen Huftiere des südamerikanischen Tertiärs, die zum Teil auch noch die Eiszeit erlebten, aber seither erloschen sind, zwei Abteilungen: die +Notoungulata und die +Litopterna. Die ersteren umfassen die Hauptmenge und den Kern der südamerikanischen Huftierstämme.

Fassen wir die verbindenden Merkmale der im einzelnen sehr verschiedenen +Notoungulaten zusammen, so zeigt sich, daß bei allen das

Fig. 333. Protypotherium australe, Miocän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens. $^3/_5$ nat. Gr. Nach W. J. Sinclair.

Fig. 334. Kaufläche oberer Molaren von verschiedenen Notoungulaten. a Typotherium, rechter M^2; b Toxodon platensis, rechter M^8; c Nesodon imbricatus, rechter oberer Milchmolar. Fig. a in nat. Gr., b und c in $^1/_2$ n. Gr. Nach R. Lydekker.

Gebiß meist vollständig ist und daß die Schneidezähne häufig zu Stoßzähnen vergrößert sind. Im Gegensatze zu den Ungulaten der nördlichen Hemisphäre, die verschiedenartige Schädelprotuberanzen, wie Hörner, Schädelzapfen, Geweihe in den verschiedensten Stämmen ausbildeten, sind derartige Bildungen bei den südamerikanischen Ungulaten, also auch im Rahmen der Notoungulaten, außerordentlich selten (z. B. bei den +Toxodontidae, s. unten). Sehr auffallend erscheint das fast völlige Fehlen eines Diastems im Gebisse, wie es für die übrigen Ungulaten nahezu als Regel anzusehen ist, wenn sich die einzelnen Stämme mehr und mehr zu einer rein herbivoren Nahrungsweise spezialisieren; bei den Notoungulaten gehen fast ausnahmslos die Greifzähne und die ihnen folgenden Mahlzähne ohne scharfen Gegensatz ineinander über, wie es sonst nur bei den +Oreodontiden Nord-Amerikas zu beobachten ist. Die gleichen Erscheinungen finden wir auch bei den Litopterna, und es scheint dies mit einer von den übrigen

Huftieren (mit Ausnahme vielleicht der Oreodontiden) verschiedenen Art der Nahrungsaufnahme und Nahrungszerkleinerung zusammenzuhängen.

Bei den ältesten Gattungen sind die Backenzähne durchaus brachyodont, bei den jüngeren hypsodont: eine Parallele zu den nordamerikanischen und altweltlichen Huftierstämmen.

Die Molaren sind immer lophodont, und zwar ist in den oberen ein langes Außenjoch (Ectoloph), ein sehr schräg nach hinten gerichtetes Vorderjoch (Protoloph) und ein kurzes gerades Nachjoch (Metaloph) ausgebildet. Obwohl die einzelnen Zweige der Notoungulaten bei der Spezialisation der Molaren sehr verschiedene Wege eingeschlagen haben, so bleibt doch dieser Grundplan der Molaren immer derselbe. Bei der weiteren Spezialisation des Gebisses wuchsen in das Tal zwischen dem Protoloph und Metaloph von den Jochen aus Schmelzfalten hinein, welche die gleiche funktionelle Bedeutung wie Crista, Crochet und Antecrochet der Nashornmolaren besaßen; mitunter entwickelte sich aus einem besonderen Pfeiler an dem Hinterende des Molaren noch ein drittes Querjoch. Die unteren Molaren bestehen im Kronenteile aus zwei halbmondförmigen Falten, deren vordere kürzer ist als die hintere und mit einem Innenhöcker in Verbindung tritt. Auch auf der Innenseite des hinteren, langgestreckten Halbmondes der unteren Molaren entwickelt sich ein Pfeiler, der aber meistens isoliert bleibt.

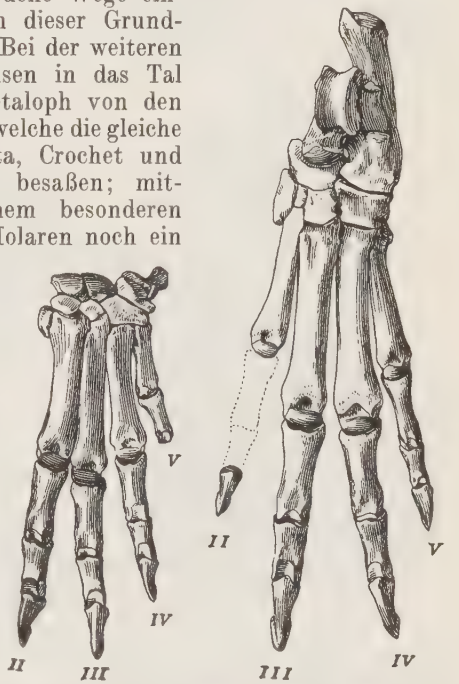


Fig. 335. Links: linker Vorderfuß, rechts linker Hinterfuß von Protypotherium australe aus dem Miocän Patagoniens (Santa-Cruz-Schichten). $^3/_4$ nat. Gr. Nach W. J. Sinclair.

Die Gliedmaßen weisen in den einzelnen Stämmen der Notoungulata weitgehende Differenzierungen auf; ihr Gesamtcharakter erinnert in auffallender Weise an primitive Raubtiere und an Nager und unterscheidet sich daher sehr bestimmt von dem Charakter der Gliedmaßen der nordamerikanischen Protungulaten, die, wie es jetzt scheint, aus der Ahnenreihe der Notoungulaten ausgeschaltet werden müssen. Röhrenknochen bei kleinen Formen schlank. Humerus mit For. entepicondyloideum. Femur mit Trochanter 3. Ulna kräftig, nicht mit Radius verwachsen. Carpalia frei und alternierend. Der Astragalus hat ein konvexes, oft sogar halbkugeliges und langgestieltes Naviculargelenk, und die meist freibleibende Fibula artikuliert immer mit dem Calcaneus. Metapodien mit Leitkielen auf der Hinterseite der distalen Gelenkfläche, deren Vorderseite glatt bleibt. Metapodien ursprünglich fünf, später zuweilen auf drei reduziert. Zehenendglieder bald krallenartig, aber vorne abgeplattet, bald wirkliche breite Hufe, bald gebogene, tiefgespaltene, plumpe Klauen [M. Schlosser].

Seitdem W. D. Matthew (1915) aus dem Untereocän von Wyoming einen echten Notoungulaten (Arctostylops Steini) beschrieben hat, wissen wir, daß die Notoungulaten nicht eine auf Süd-Amerika strenge beschränkt gewesene Säugetierordnung darstellen, sondern schon mit den für diese Ordnung bezeichnenden Merkmalen eingewandert sein müssen. Unter der Ausbeute der mongolischen Expeditionen des American Museum of Natural History in New York befindet sich ein in der (wahrscheinlich oberkretazischen) Gashatoformation der Mongolei 1925 entdeckter Angehöriger des Notoungulatenstammes, Palaeostylops iturus Matth. et Grang., der den Beweis dafür liefert, daß die Notoungulaten asiatischer Herkunft sein müssen, wie die übrigen Elemente der amerikanischen Säugetierfaunen. In der nördlichen Hemisphäre scheinen jedoch die Notoungulaten schon im frühen Tertiär bis auf wenige Relikte (Arctostylops) verschwunden zu sein.

I. Unterordnung: †Typotheria.

Untereocän bis zur Eiszeit Süd-Amerikas. Gesamthabitus: durchwegs kleine Formen, einzelne nicht größer wie Kaninchen. Gebißtypus ähnlich dem der Klippschliefer (Hyracoidea) oder dem der Rodentier. Gebiß fast immer vollständig, erste Schneidezähne vergrößert, folgende verkleinert, ebenso wie der Eckzahn, dem die Lückenzähne und Molaren ohne scharfe Formgegensätze folgen (z. B. Protypotherium australe Amegh.). Bei den primitiven Formen sind die oberen Molaren lophodont, die unteren lophoselenodont. Die älteren Gattungen hatten brachyodonte, die jüngeren hypsodonte Backenzähne, die im Oberkiefer nach innen, im Unterkiefer aber nach außen gebogen sind. Die Molaren bestehen aus zwei gleich großen Hälften, während die hintere Hälfte der Prämolaren kleiner ist.

Fig. 236. Schädel von Hegetotherium mirabile aus den Santa-Cruz-Schichten Patagoniens (Miocän). $^3/_4$ nat. Gr. Nach J. W. Sinclair.

1. Familie: †Notopithecidae.

Stammgruppe der Interatheriiden und Hegetotheriiden; auf das Eocän und Oligocän Patagoniens beschränkt. Gebiß vollständig, brachyodont. Untere I meißelförmig, obere I schneidend. Tiere von Hasengröße. †*Notopithecus* Amegh., Untereocän u. a.

2. Familie: †Interatheriidae.

Oberoligocän bis Miocän Patagoniens. — Gebiß vollständig, mit Ausnahme des bewurzelten I^1 alle Zähne wurzellos, hypsodont, prisma-

tisch. Jochbogen sehr merkwürdig gebaut: über einer langen Jochbogenspange des Supramaxillare liegt das Jugale und darüber der Jochbogenfortsatz des Squamosums, so daß der Jochbogen fast seiner ganzen Länge nach aus drei übereinanderliegenden Knochen aufgebaut ist. Gehörkapsel sehr stark aufgetrieben, von blasigem Gewebe erfüllt [W. J. Sinclair]. Wichtigste Gattungen: +*Protypotherium* (Fig. 333, 335) und +*Interatherium* Amegh., beide in den miocänen Santa-Cruz-Schichten.

3. Familie: +Hegetotheriidae.

Zweiter, aus den Notopitheciden hervorgegangener Zweig. Jochbogen normal gebaut. Erster oberer I nach innen gebogen, stark vergrößert, untere I meißelförmig, fast horizontal aus dem Unterkiefer vorstehend. Mastoid hohl. Zehenreduktion und Stärke der Metapodien ähnlich wie bei den +Anthracotheriiden. Wichtigste Gattungen: +*Hegetotherium* (Untermiocän und Mittelmiocän), (Fig. 336), +*Pachyrukhos* Amegh. (vom Untermiocän: Colpodonschichten, bis zum Plistocän: Pampaslehm).

4. Familie: +Typotheriidae.

Eocän bis Plistocän Patagoniens. Außer den Typotheriiden unterschied F. Ameghino noch eine größere Zahl weiterer Familien: Archaeopithecidae, Henricoosborniidae, Pantostylopidae, Archaeohyracidae und Acoelodidae. Die ersten drei sind kaum voneinander zu trennen, und es scheint überhaupt [Abel, 1914] richtiger, alle genannten Familien mit Ausnahme der Acoelodidae (Ahnen der Notohippiden) in einer Familie (Typotheriidae) zu vereinigen.

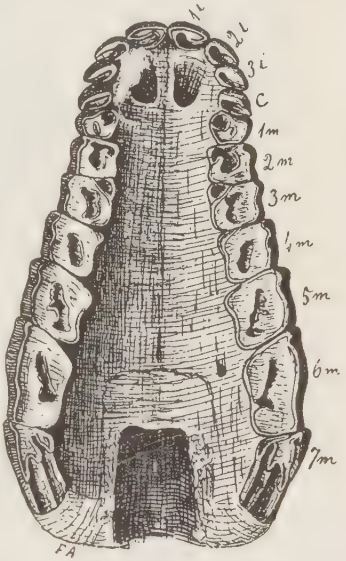


Fig. 337. Oberes Gebiß von Morphippus imbricatus aus dem Miocän Patagoniens. Ungefähr $^3/_5$ nat. Gr. Nach F. Ameghino.

Tiere von der Größe eines Kaninchens bis zu der eines Hausschweins. Backenzähne bei den ältesten Formen einfach gebaut und brachyodont, bei den höher spezialisierten Gattungen kompliziert (Zementlagen in den Falten und Vertiefungen der Kronen) und hypsodont geworden. Bei den ältesten Gattungen war das Gebiß vollzählig, bei den jüngsten Gattungen des Stammes ist die Gebißformel $\frac{1.\,0.\,2.\,3}{2.\,0.\,2.\,3}$. Wichtigste Gattungen: +*Henricoosbornia* (Untereocän), +*Archaeohyrax* Amegh. (Oberoligocän und Miocän), +*Typotherium* Brav. (Pliocän und Plistocän) (Fig. 334a).

II. Unterordnung: +Toxodontia.

Oligocän bis Plistocän Süd-Amerikas. Unter den fossilen Säugetierresten, die Ch. Darwin aus dem Plistocän Argentiniens ausgrub, befand sich auch ein Schädel, den R. Owen als „Toxodon" mit Rücksicht auf die

starke Krümmung der Mahlzähne benannte. +*Toxodon* Owen erreichte die Größe eines starken Nashorns; sein Skelet ist vollständig bekannt. Zähne durchaus hypsodont, Wachstum derselben auch bei höherem Alter des Tieres nicht abgeschlossen. Zahnformel von Toxodon: $\frac{2.\,0.\,3.\,3.}{2.\,0.\,3.\,3.}$, Gebiß der ältesten Gattungen vollständig, spätere Gattungen erleiden eine Reduktion, wie Toxodon zeigt. Von den unteren I ist der dritte der stärkste, wodurch sich die Toxodontia bestimmt von den anderen Notoungulatenstämmen unterscheiden. Der untere I_3 arbeitet mit dem oberen I_2 in eigentümlicher Weise zusammen, und seine Achse fällt mit der des Unterkiefers zusammen, während die inneren I steiler stehen. Obere Zähne vom I_2 (bei Nesodon) allmählich in die hinteren übergehend, untere Zähne vom C an. Der Schmelzbelag verschwindet entweder auf der Innenseite und Hinterseite der Backenzähne oder er geht auf der Vorder- und Hinterseite verloren. Hand in Hand mit dieser eigenartigen Spezialisation geht die Ausbildung eines Zementbelages, der die Mahlzahnkronen teilweise oder ganz umkleidet. Bei prismatischen Backenzähnen ist die Achse stark gekrümmt, die letzten Molaren bei den am höchsten spezialisierten Gattungen sehr lang. Das Skelet weist teils primitive Merkmale, teils hochgradige Spezialisationen auf und erinnert im allgemeinen sehr an die Nashörner. Hand und Fuß dreizehig.

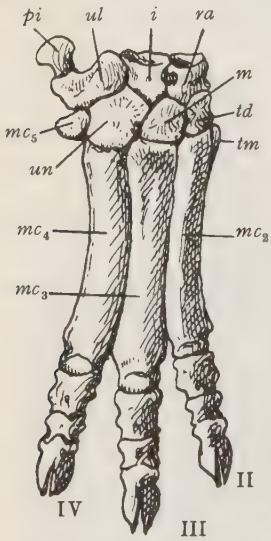


Fig. 338. Rechte Hand von Rhynchippus equinus Ameghino, Deseado-Formation, Patagonien. 1/2 nat. Gr. Nach Fr. B. Loomis. *II, III, IV* Zweiter bis vierter Finger; *ra* Radiale; *i* Intermedium; *ul* Ulnare; *tm* Trapezium; *td* Trapezoideum; *m* Magnum; *un* Unciforme; *pi* Pisiforme; *mc 2—mc 5* Zweites bis fünftes Metacarpale.

1. Familie: +Acoelodidae.

In den wesentlichen Merkmalen an die Archaeopithecidae anschließend, aber obere Molaren mehr trapezoidal geformt. +*Acoelodus* Amegh. (Untereocän Patagoniens).

2. Familie: +Notohippidae.

Oligocän und Miocän Patagoniens. — Untere I meißelförmig, obere schaufelförmig, nicht vergrößert. Alle Zähne in geschlossener Reihe, hypsodont, im Alter mit Wurzeln. +*Morphippus* (Miocän), (Fig. 337), +*Notohippus* (Miocän), +*Rhynchippus* Amegh. (Miocän) (Fig. 338).

3. Familie: +Nesodontidae.

Die den Kern dieser Familie bildende Gattung +*Nesodon* (Miocän Patagoniens) hatte ein sehr merkwürdiges Vordergebiß (s. oben). Innenenden der Querjoche der Backenzähne miteinander verschmolzen, eine Insel einschließend. Obere Molaren nur außen und innen mit Schmelz bedeckt, nicht prismatisch, auch bei alten Individuen noch bewurzelt. Hinterfuß nashornähnlich, nach A. Gaudry sekundär plantigrad geworden, aber unter Beibehaltung des Reduktionsgrades der digitigraden Vorstufe. Wichtigste Gattungen: Nesodon (im Miocän Patagoniens häufig), ein Tier von der Größe eines Tapirs (Fig. 334c, 339), +*Adinotherium* Amegh. (Miocän Patagoniens).

4. Familie: +Toxodontidae.

Pliocän und Plistocän Patagoniens. — Die Tiere erreichten eine Größe wie nur wenige tertiäre Rhinocerotiden aus Asien (Schädellänge von +Toxodon platensis Owen (Fig. 334 b, 340) aus dem Pliocän und Plistocän von Argentinien und Bolivien 70 cm). Die Toxodontier waren die einzigen Ungulaten aus dem Tertiär und dem Plistocän Süd-Amerikas, die schwache Schädelprotuberanzen besaßen, die meist auf den Zwischenkiefern vor der Nasenöffnung standen; bei +Trigodon aus dem Pampaslöß des Monte Hermoso in Argentinien stand auch noch auf dem Schädeldache ein schwacher Höcker. Mehrere, aber gleichfalls sehr niedrige Protuberanzen besitzt das Stirnbein von +Ceratoxodon corniculatus Ameghino, aber zu einer stärkeren Hornbildung oder Schädelzapfenbildung kam es, soweit wir aus den vorliegenden Formen schließen können, im Stamme der Toxodontier nicht.

III. Unterordnung: +Entelonychia.

Obere Kreide (?): Gashatoformation, Mongolei; Untereocän von Wyoming; Untereocän bis Miocän Patagoniens. — Die Entelonychia umfassen verschiedene, zum Teil in sehr divergenten Richtungen

Fig. 339. Schädel von Nesodon imbricatus aus dem Miocän Patagoniens. 1/9 nat. Gr. Nach K. A. von Zittel.

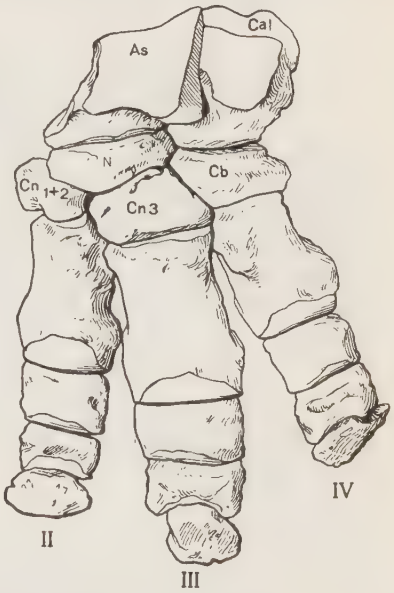


Fig. 340. Linker Hinterfuß von Toxodon. Nach W. B. Scott. *As* Astragalus; *Cal* Calcaneus; *Cb* Cuboid; *Cn 1+2* Verschmolzenes Ento- und Mesocuneiforme; *Cn 3* Ectocuneiforme; *N.* Naviculare. *II—IV* 2. bis 4. Zehe.

spezialisierte Familien, die sich von den Toxodontiern, an die sie sich im Schädelbaue anschließen, sehr bestimmt dadurch unterscheiden, daß ihre Zähne niemals hypsodont geworden sind und auch keine Reduktionen des Schmelzbelages aufweisen. Der Verlauf des Protoloph und des Metaloph und deren Beziehungen zum Ectoloph beweisen eine Verwandtschaft mit den übrigen, in der Ordnung Notoungulata zu vereinigenden Familien bzw. Unterordnungen. Die oberen Backenzähne, besonders die Molaren, sind jedoch bei den Entelonychia stets viel plumper als z. B. bei den Toxodontia. Ferner ist meistens ein kräftiges Basalband an den Molaren ausgebildet, das bei Toxodontia niemals vorkommt.

1. Familie: †Arctostylopidae.

Schon bei dieser Familie, die durch einen Unterkiefer aus der Oberkreide (?) der Mongolei (†Palaeostylops iturus Matthew and Granger, 1925) und einen Unterkiefer aus dem Untereocän von Wyoming (†Arctostylops Steini Matthew, 1915) vertreten wird, sind die für die Entelonychia bezeichnenden Merkmale der Unterkieferzähne entwickelt: Untere Molaren mit einem sehr kurzen vorderen und einem langgestreckten hinteren Halbmond und zwei Innenhöckern, von denen der erste stark in die Quere gezogen ist [M. Schlosser]. Beide Gattungen sind vom tiergeographischen Standpunkte von großer Bedeutung, da sie die beiden einzigen Notoungulatenfunde außerhalb Süd-Amerikas darstellen und beweisen, daß diese Huftierordnung auf der nördlichen Halbkugel, wahrscheinlich in Asien, entstanden sein dürfte und daß ihre Wurzeln bis in die Kreideformation zurückreichen (Fig. 341, 342 a).

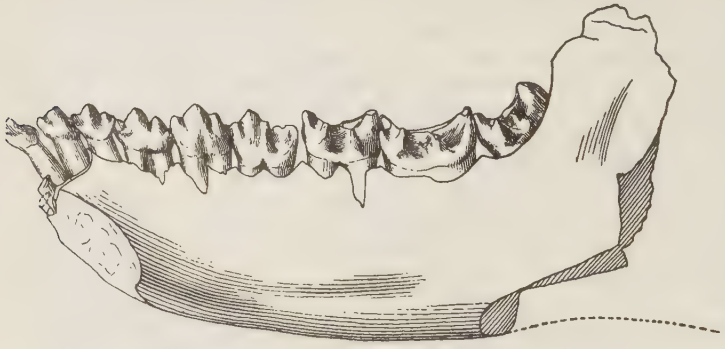


Fig. 341. Palaeostylops iturus Matth. and Granger. Unterkiefer mit vollständigem Gebiß, nur I_1 und I_2 fehlt. $^4/_1$ nat. Gr. Nach Matthew und Granger.

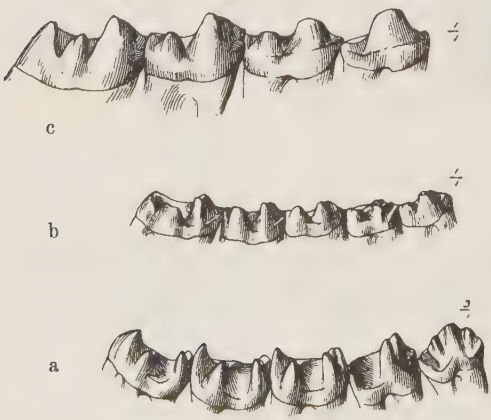


Fig. 342. Gebiß von (a) Arctostylops Steini Matth. and Granger, verglichen mit dem der südamerikanischen Entelonychia (b) Notostylops und (c) Pleurostylodon. Nach Matthew und Granger.

2. Familie: †Notostylopidae.

Nur aus dem Untereocän Patagoniens bekannt. — Gebiß eigenartig spezialisiert: I_1 in beiden Kiefern vergrößert, obere I_2 und I_3 reduziert, untere I_2 und I_3 verloren gegangen. Alle Zähne brachyodont, Mahlzähne breiter als lang, Schnauze kurz und zugespitzt, Mastoidregion blasig aufgetrieben, an die der Typotheria erinnernd. Hauptgattung: †*Notostylops* Amegh., Untereocän (Notostylops-Schichten) Patagoniens (Fig. 342 b).

3. Familie: +Isotemnidae.

Eocän bis Miocän Patagoniens. — Gebiß vollständig, daher in dieser Hinsicht primitiver als das der Notostylopidae, aber Backenzähne auf dem Wege zur Hypsodontie und die oberen P und M mit mehreren Spornen, die von den Jochen aus in das Innere der Marke vorspringen, die durch die Vereinigung der Innenenden der beiden Querjoche entstanden ist. Die ersten Vertreter (+ *Pleurostylodon* (Fig. 342 c), + *Isotemnus*) im Untereocän, die letzten (+ *Pleurocoelodon* Amegh. u. s. f.) in der Deseadoformation (Pyrotheriumschichten).

4. Familie: +Leontiniidae.

Nur aus dem Oligocän und Untermiocän Patagoniens bekannt. — Gebiß entweder vollständig oder die oberen und unteren C fehlend. Oberer I_2 und unterer I_3 größer als die angrenzenden Zähne, eckzahnartig, während die C reduziert sind. P und M allmählich ineinander übergehend, von vorne nach hinten stetig an Größe zunehmend, letzter M sehr groß. Zwischenkiefer vor der Nasenöffnung stark aufgetrieben, wodurch der Schädel ein eigenartiges Profil erhält. Nasenbeine über der tief ausgeschnittenen Nasenöffnung schräge nach vorne oben gerichtet, Jochbogen massiv, hoch, seitlich weit abstehend. Endphalangen als breite Hufe ausgebildet. Wichtigste Gattungen: + *Leontinia* Amegh. (Oberoligocän = Deseadoformation) (Fig. 343), + *Colpodon* Burm. (Untermiocän = Colpodonschichten) Patagoniens.

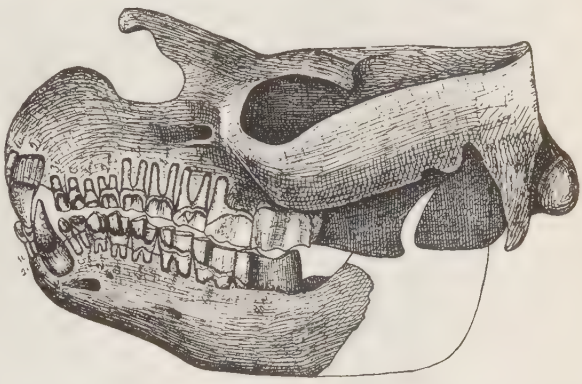


Fig. 343. Schädel von Leontinia Gaudryi, Untermiocän Patagoniens. 1/6 nat. Gr. Nach F. Ameghino.

5. Familie: +Homalodontotheriidae.

Vom Untereocän bis zum Untermiocän Patagoniens. — Als Mittelpunkt des Stammes ist die Gattung + *Homalodontotherium* Huxl. zu betrachten, deren Skelet größtenteils bekannt ist. Die Bezahnung ist vollständig, die Zähne stehen in dicht geschlossener Reihe und im Vordergebiß ist nur der Eckzahn oben und unten ein wenig vergrößert. Die Backenzähne sind sehr breit und waren einfacher gebaut als bei den Isotemnidae. Alle Zähne brachyodont. Mastoidregion ein wenig aufgetrieben. Nasenbeine kurz, weit nach rückwärts geschoben, so daß die Annahme des Vorhandenseins eines Rüssels oder einer zum Greifen bestimmten Lippe wahrscheinlich ist [W. B. Scott]. Kopf im Verhältnis zum übrigen Körper klein. Gliedmaßen länger als z. B. bei Nesodon; Humerus mit sehr stark entwickelter Deltaleiste und Leiste für den Supinatormuskel sowie mit wohl ausgebildeten Epicondylen, so daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß Homalo-

dontotherium ein Grabtier gewesen sein muß. Dies wird bestätigt durch die Beschaffenheit der Krallenphalangen, die übrigens retraktil gewesen sein müssen, wie die distalen Gelenkflächen der Mittelphalangen beweisen. Krallenphalangen etwas an die der Ancylopoden erinnernd und daher wahrscheinlich ähnlich funktionierend (Grabkrallen). Wahrscheinlich bestand die Nahrung aus Knollen und Zwiebeln, die die Tiere aus dem Steppenboden ausgruben [W. B. Scott]. Homalodontotherium gehört

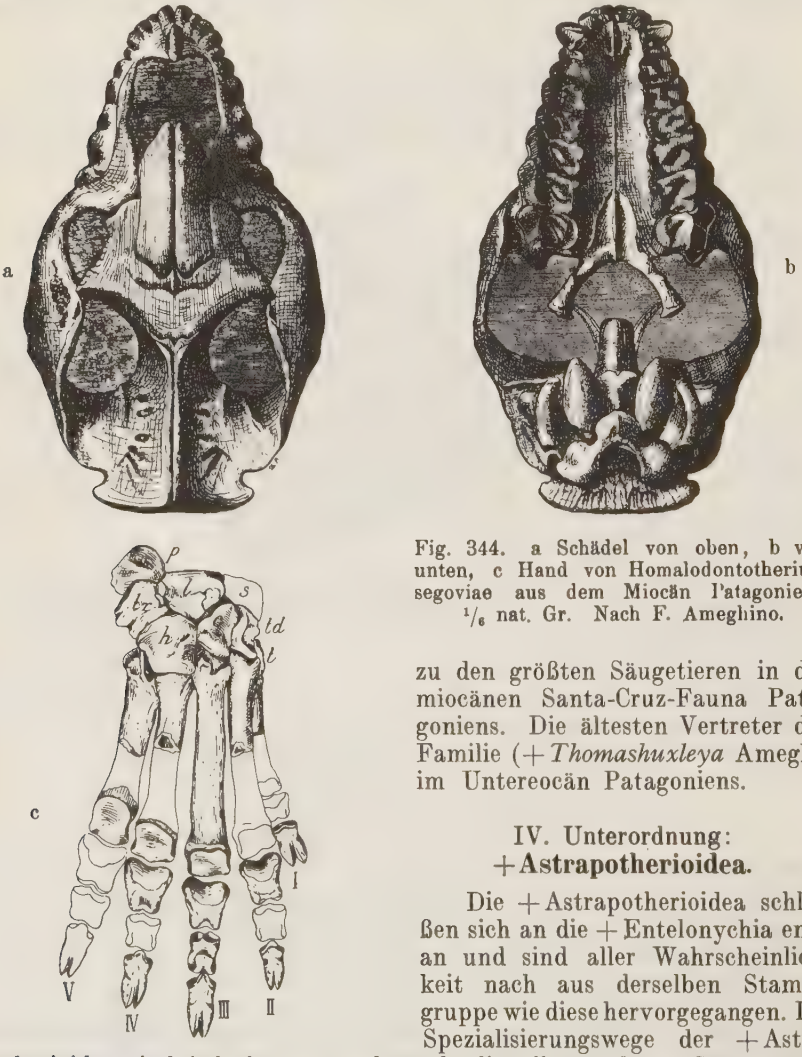


Fig. 344. a Schädel von oben, b von unten, c Hand von Homalodontotherium segoviae aus dem Miocän Patagoniens. $^1/_6$ nat. Gr. Nach F. Ameghino.

zu den größten Säugetieren in der miocänen Santa-Cruz-Fauna Patagoniens. Die ältesten Vertreter der Familie (+ *Thomashuxleya* Amegh.) im Untereocän Patagoniens.

IV. Unterordnung: +Astrapotherioidea.

Die +Astrapotherioidea schließen sich an die +Entelonychia enge an und sind aller Wahrscheinlichkeit nach aus derselben Stammgruppe wie diese hervorgegangen. Die Spezialisierungswege der +Astrapotherioidea sind jedoch ganz andere als die aller anderen Stämme der +Notoungulaten, weshalb eine Zusammenfassung dieser Gattungen zu einer getrennten Unterordnung gerechtfertigt erscheint. Das Hauptmerkmal liegt in der eigenartigen Differenzierung des Gebisses und der Umformung des Schädels.

Obwohl wir schon aus dem Untereocän (Notostylopense = Casa Mayor) die ältesten Vertreter dieser Gruppe kennen, so bietet uns doch erst +*Astrapotherium* Burm. aus den mittelmiocänen Santa Cruz Beds eine Vorstellung von dem Baue des Skeletes. In dem Schädel, dessen Gesamtform sich kaum mit der irgendeines anderen Huftieres vergleichen läßt und der in mancher Hinsicht eine Kombination zwischen einem Schweineschädel, einem Flußpferdschädel und einem Tapirschädel darbietet, sind die Nasalia sehr kurz und sprechen durch ihre Lage für die Existenz eines starken Rüssels, ähnlich dem der Tapire, doch muß derselbe dorsoventral komprimiert gewesen

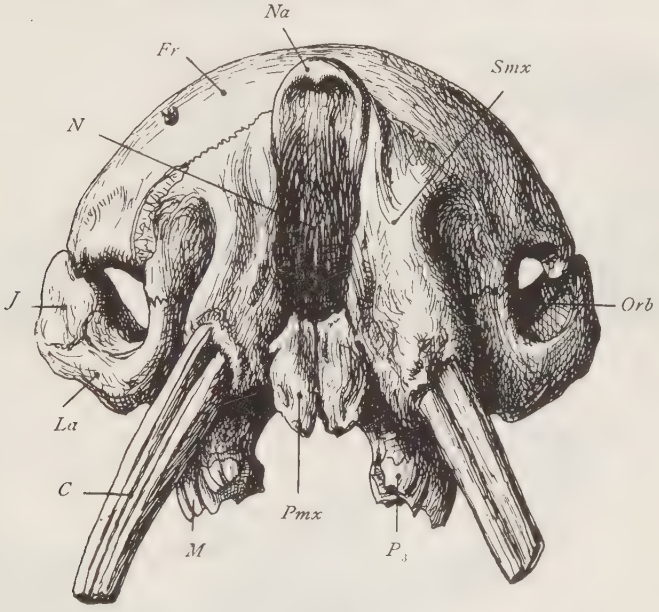


Fig. 345 a. Schädel von Astrapotherium aus den Santa-Cruz-Schichten (Miocän) Patagoniens, von vorne gesehen. Nach einer von W. B. Scott zur Verfügung gestellten unveröffentlichten Lithographie. *C* Caninus; *Fr* Frontale; *J* Jugale; *La* Lacrymale; *M* Molaren; *N* Nasenöffnung; *Na* Nasale; *Orb* Orbita; P_3 dritter Prämolar; *Pmx* Praemaxillare; *Smx* Supramaxillare. Besonders zu beachten ist die domförmige Aufwölbung der von Luftzellen erfüllten Frontalia, die Reduktion der Zwischenkiefer und die Ausbildung der Eckzähne.

sein. Die Zwischenkiefer waren zahnlos, während der Unterkiefer mit Schneidezähnen bewehrt war, ähnlich wie bei den Ruminantiern. Der Schädel war oberhalb der Augenhöhlen enorm aufgetrieben und die Frontalia in dieser Region mit großen Luftzellen erfüllt. Eine derartige domförmige Aufwölbung ist von keinem anderen Huftier oder Säugetier überhaupt bekannt. Die Augenhöhlen waren an der Hinterseite offen und der Hirnhöhlenraum außerordentlich klein; die Sagittalcrista war sehr hoch, was für eine starke Entwicklung der Temporalmuskulatur spricht. Im Unterkiefer erscheint die Symphysenregion breit und dorsoventral komprimiert; der ganze Unterkiefer war sehr dick und massiv gebaut.

Das Gebiß von +Astrapotherium ist neben dem gänzlichen Fehlen der oberen I durch eine hauerartige Ausbildung der Eckzähne (oben und

unten) gekennzeichnet, die das ganze Leben hindurch wurzellos geblieben sind. Die unteren Incisiven waren zweilobig, ebenso wie die der nordamerikanischen +Amblypoda, was seinerzeit zu der Annahme engerer verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen den beiden Stämmen geführt hat [Ameghino]. Die Backenzähne sind ausnahmslos brachyodont, auch bei den jüngsten Gattungen der +Astrapotherioidea. Sie erinnern in der Kronenform der Molaren in gewisser Beziehung an Nashornmolaren. Die Prämolaren sind bei +Astrapotherium im Oberkiefer auf 2, im Unterkiefer auf 1 reduziert, so daß der funktionelle Backenzahnabschnitt sehr verkürzt erscheint. Im Prinzip ist der Grundbau der Notoungulaten-

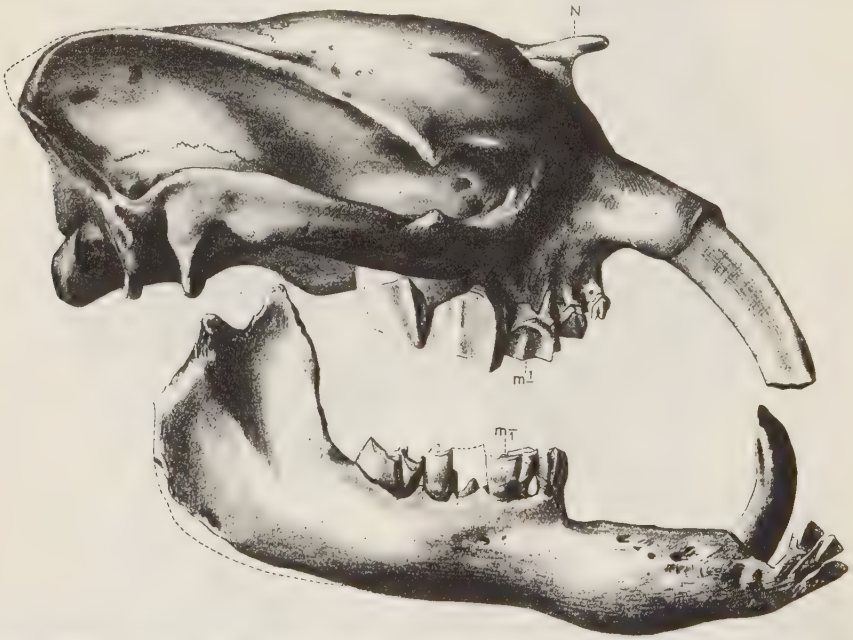


Fig. 345 b. Schädel von Astrapotherium. Nach einer von W. B. Scott zur Verfügung gestellten unveröffentlichten Lithographie. m^1, m_1 Oberer und unterer 1. Molar; *N* Nasale.

molaren auch hier noch ausgeprägt: gerader Ectoloph, mit schrägem Protoloph und kurzem, senkrecht zum Ectoloph verlaufenden Metaloph. Die Spezialisation der Molaren von +Astrapotherium erinnert besonders an die Nashorngattung +Metamynodon (s. dort).

Vom Skelete dieser merkwürdigen Huftiere ist wenig bekannt. Atlas und Epistropheus erinnern an +Nesodon; die Scapula hat eine sehr dicke und starke Spina, die nach unten in eine dicke, sonderbar gestaltete Keule ausläuft. Die Gliedmaßenknochen von +Astrapotherium usw. waren auffallend schlank und lang und die Ansatzstellen für Muskeln schwach entwickelt. Wenn ein in den Santa-Cruz-Schichten gefundener Fuß wirklich dieser Gattung angehört, so war +Astrapotherium fünfzehig und der Fuß hatte eine gewisse Ähnlichkeit mit dem eines Proboscidiers. Der Calcaneus besaß keine Gelenkverbindung mit der Fibula.

Die größte bekannte Art (+Astrapotherium giganteum) übertraf an Größe die recenten Nashornarten, während die kleinste Art (+A. nanum) ungefähr die Größe eines Wildschweins erreichte.

Die +Astrapotherioidea umfassen nur zwei getrennte Stämme, die +Trigonostylopidae und die +Astrapotheriidae. Die früher als selbständige Familie angesehene Gruppe der +„Albertogaudryidae" enthält die Vorfahren der +Astrapotheriidae und kann daher kaum als selbständige Familie abgetrennt werden.

1. Familie: +Trigonostylopidae.

Sehr unvollständig bekannt. Unter allen Notoungulaten durch die sehr einfach gebauten Backenzähne (sehr niedrig, Joche ganz einfach) die tiefste Spezialisationsstufe des Gebisses repräsentierend. +Trigonostylops (Untereocän Patagoniens), +Pseudostylops Amegh. (Oligocän Patagoniens). Erstgenannte Gattung mit dreieckigen, letztere mit viereckigen Molaren.

2. Familie: +Astrapotheriidae.

Vom Untereocän bis zum Mittelmiocän Patagoniens bekannt. Die ältesten Gattungen im Casa Mayor (Untereocän = Notostylops-Schichten) hatten ungefähr die Größe eines Tapirs (+Albertogaudrya Amegh.). Bei diesen eocänen Gattungen war das Gebiß wahrscheinlich noch vollständig, jedenfalls aber noch nicht so reduziert wie bei den jüngsten Gattungen. Im Mitteloligocän (Astraponotus-Schichten) +Astraponotus Amegh., in den oberoligocänen Pyrotheriumschichten (= Deseadoformation) sowie in den darüber folgenden Colpodonschichten (Untermiocän) +Parastrapotherium Amegh., in den Santa-Cruz-Schichten (Mittelmiocän) die letzten Vertreter der Familie (+Astrapotherium).

XIV. Ordnung: +Pyrotheria.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Unter den vielen merkwürdigen Säugetiertypen, die in den Tertiär- und Quartärbildungen Süd-Amerikas zum Vorschein gekommen sind, gehört die Gattung +*Pyrotherium* Amegh. und die sich um dieselbe gruppierenden Formen, die als die „Pyrotheria" zusammengefaßt worden sind, zweifellos zu den merkwürdigsten. Schon zu der Zeit, da man von +Pyrotherium nicht viel mehr kannte als einzelne Backenzähne und den Unterkiefer, wozu später noch Reste des Gliedmaßenskelets traten, war man über die systematische Stellung dieser Formen ganz im unklaren. Während der erste Beschreiber von +Pyrotherium, F. Ameghino, diese Gattung zu den Proboscidiern stellte und sie besonders mit +Dinotherium verglichen wissen wollte, vertraten andere Forscher die Ansicht, daß +Pyrotherium möglicherweise ein naher Verwandter des Marsupialiers +Diprotodon sei. Wieder andere stellten die Pyrotheria in die Nähe der +Toxodontia. Seitdem nun durch die Expedition der Universität Amherst, Mass. unter der Führung von Fr. B. Loomis zwei Schädelreste neben vielen anderen Skeletresten von +Pyrotherium Sorondoi Amegh. in den oberoligocänen Schichten der Deseado-

formation (= Pyrotherium-Schichten) zum Vorschein gekommen sind, ist die Frage nach der systematischen Stellung von + Pyrotherium nicht nur nicht befriedigend geklärt, sondern noch verwickelter geworden. Fr. B. Loomis hat 1914 Pyrotherium mit den ihm näher verwandten Gattungen den Proboscidiern eingereiht, doch scheinen dieser Einreihung so schwere Bedenken entgegenzustehen, daß es einstweilen vorteilhafter erscheint, die + Pyrotheria als eine selbständige Huftierordnung anzusehen

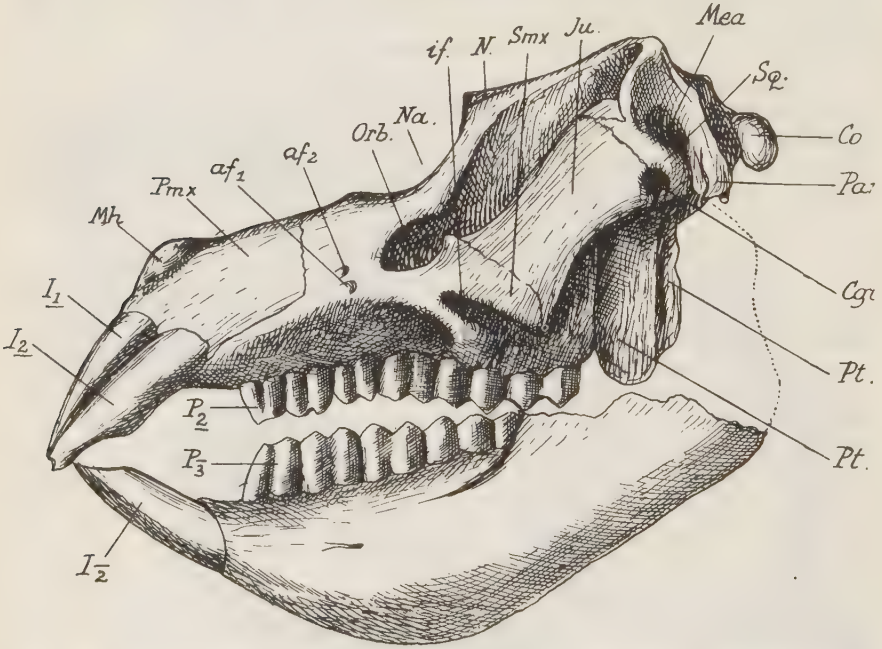


Fig. 346. Pyrotherium Sorondoi Ameghino, aus dem Oberoligocän (Deseadoformation) von Chico del Chubut, West von Puerto Visser, Patagonien. — Schädellänge (vom $I^{\underline{1}}$ bis zum Condylus occipitalis gemessen) 72 cm. — Original im Paläont. Museum der Univ. Amherst, Mass. — Nach F. B. Loomis, 1914. af_1, af_2 Antorbitalforamina; *Cgl* Cavitas glenoidalis f. d. Unterkiefer; *Co* Condylus occipitalis; $I_{\underline{1}}$, $I_{\underline{2}}$, $I_{\overline{2}}$ Incisiven; *if* Foramen infraorbitale; *Ju* Jugale; *Mea* Meatus auditorius externus; *Mh* Mittelhöcker der beiden Zwischenkiefer; *N* Nasale; *Na* Nasenöffnung (Naris); *Orb* Orbita; $P_{\underline{2}}$ oberer zweiter Prämolar, $P_{\overline{3}}$ unterer dritter Prämolar; *Par* Processus paroccipitalis; *Pmx* Praemaxillare; *Pt* Pterygoid; *Smx* Supramaxillare; *Sq* Squamosum.

Der Schädel ist von + Pyrotherium Sorondoi Amegh. fast vollständig bekannt (Fig. 346). In der Profilansicht fällt zunächst die Lage der weit nach hinten verschobenen Nasenöffnung auf, die oberhalb der Augenhöhlen liegt. Es ist die Annahme berechtigt, daß Pyrotherium einen schweineartigen, sehr stark entwickelten Rüssel besessen hat, dessen Muskulatur zum Teil an dem medianen Höcker oberhalb der Wurzelregion der oberen Schneidezähne inseriert zu haben scheint. Die Augenhöhlen sind verhältnismäßig klein; vor ihnen stehen zwei Foramina antorbitalia. Der Jochbogen wird in seinem vordersten Abschnitte von einem Fortsatze des Supramaxillare gebildet, dem sich ein sehr hohes, aber relativ dünnes Jugale anschließt, das noch den Vorderrand der sehr kleinen, aber tiefen

Cavitas glenoidalis bildet. Der größere Teil der Gelenkgrube für den Unterkiefer wird jedoch vom Squamosum gebildet, das auch den Meatus auditorius externus vollständig einrahmt und ihn nach unten abschließt. Der Processus paroccipitalis ist kurz. Das Foramen infraorbitale durchbricht eine unterhalb der Orbita gelegene Spange des Supramaxillare, die vom Vorderende des Jochbogens durch eine tiefe Fissur getrennt ist. Sehr eigenartig ist die Form der nach unten absteigenden Platten der Pterygoidea, die zusammen mit den gleichfalls zu Flügeln ausgezogenen anliegenden Teilen der Alisphenoidea steil nach unten ragen. Eine weitere Eigentümlichkeit ist die Knickung der basicranialen Achse, die aber nicht, wie sonst, gegen die durch die Zahnreihen gelegte Ebene nach abwärts, sondern, wie bei den Proboscidiern, nach aufwärts geknickt ist und mit der durch die Zahnreihen gelegten Ebene einen Winkel von 140° einschließt. Die Frontalia sind auf der Mitte des Schädeldaches miteinander verwachsen und greifen seitlich an den Nasenbeinen vorüber, um die supraorbitalen Fortsätze zu bilden. Die Parietalia sind zwar stark beschädigt, doch ist es wahrscheinlich, daß sie eine kurze Sagittalcrista bildeten. Von der Mittellinie des Schädeldaches ziehen hohe Knochenkämme, die Lambdanaht bildend, nach den Seiten hinab und setzen sich in die Oberleiste der Jochbögen fort.

An der Schädelbasis ist das Basioccipitale mit den Exoccipitalia fest verwachsen. Die Condylen liegen hoch oben, weit über der Schädelbasis und gestatten infolge ihrer Form nur eine Auf- und Abwärtsbewegung des Schädels, aber keine Lateralbewegung. Im Vergleiche zur Schädellänge (720 mm) ist der Gehirnraum sehr klein (150 mm lang, 50 mm breit). Zu beiden Seiten des Hirnhöhlenraumes liegen in den Knochen Luftzellen, wahrscheinlich von derselben funktionellen Bedeutung wie bei den Proboscidiern. Unterkiefer sehr massiv, in der Symphyse verwachsen, die nach hinten bis zum M 2 reicht. Das Gebiß besteht oben aus zwei I (I 1 und I 2), drei P und drei M, der vorderste P fehlt. Im Unterkiefer ist nur ein Paar Stoßzähne (I_2) vorhanden und in der Backenzahnreihe ist ein P weniger als oben (P_1 und P_2 fehlen). Die Backenzähne bestehen aus zwei transversalen Jochen, von derselben Type wie die von Dinotherium oder Diprotodon.

Der Humerus ist cranio-kaudal sehr stark komprimiert, von der Seite gesehen daher sehr dünn, dagegen in der Vorder- und Hinteransicht auffallend breit; die Unterarmknochen sind nur halb so lang (ungefähres Verhältnis 245: 500 mm). Ebenso ist das Verhältnis in der Hinterextremität: Tibia 370, Femur 630 mm.

Die ältesten Vertreter der +Pyrotheria sind schon aus dem Untereocän Patagoniens bekannt (+ *Carolozittelia* Amegh. aus den Notostylopsschichten = Casa Mayor), die schon damals die Größe eines Tapirs erreichten. Sie sterben im Oberoligocän Süd-Amerikas aus.

XV. **Ordnung: Artiodactyla** Owen.

(Paraxonia Marsh.)

Die große Masse von Huftieren, die heute unsere Erde bevölkern, werden auf Grund des übereinstimmenden Baues ihrer Extremitäten als paarzehige Huftiere: Paridigitata oder Artiodactyla, zusammengefaßt.

Auch werden sie wohl, im Hinblick auf die Lage der Extremitätenachse, die zwischen den stets funktionierenden III. und IV. Finger fällt, Paraxonia genannt (S. 414).

Sie treten in zwei großen Gruppen auf, von denen die eine: die Ruminantia, dadurch auffällig ausgezeichnet ist, daß sie wiederkäuen. Bekannte Vertreter sind Rinder, Ziegen, Schafe, Antilopen, Hirsche und Giraffen. Abseits von diesen eng zusammenhängenden Tierformen stehen die gleichfalls wiederkäuenden Kamele und Verwandten, die, als Tylopoda zusammengefaßt, sich in manchen Punkten den nicht wiederkäuenden Artiodactyla nähern.

Letztere wurden früher den Pachydermata zugezählt. Sie umfassen die Hippopotamidae und Suidae, die als Nonruminantia vereinigt werden. Es sind dies kurzbeinige Formen mit schwerem Rumpf und ausgezeichnet durch ein spärliches, borstiges Haarkleid, das bei Hippopotamus, in Anpassung an die aquatile Lebensweise, bedeutende Rückbildung erfährt auch während des individuellen Lebens. Beim Neugeborenen desselben treten am Kopf noch Haargruppen auf von 3—5 Haaren; im übrigen zerstreut stehende Haare zum Teil mit beginnendem Sinus. Ihre Stelle vertreten später dicke Borsten, die vielfach tief gespalten sind und den Eindruck von Haarbündeln hervorrufen. Es sind dann vollendete Sinushaare und ebenso wie bei Sirenia und Cetacea eine Anpassung an das Wasserleben, wobei das Haarkleid nur insofern erhalten blieb, als es dem Tastsinn dient, wobei gleichzeitig die Epidermis sich verdickte [Schumacher 1917]. Bei Sus kommen Borsten vor, deren Spitze ebenfalls zerschlissen sein kann und die zu dreien nebeneinander alternierende Gruppen bilden, zwischen denen unregelmäßig zerstreut kurze feine Haare stehen [de Meijere]. Letztere schwinden beim Hausschwein ganz oder in Hauptsache.

Im Gegensatz zu den Nonruminantia, deren Haarkleid — entsprechend der dicken Haut — verschiedengradig Rückbildung erlitt, ist es bei den Ruminantia stets dicht, zuweilen wollig. Demselben liegen meist einfach gebaute, dicht gedrängte Haargruppen zugrunde, in denen häufig neben dicken, markhaltigen, feinere, marklose Haare auftreten. Primitivere Zustände hat dasselbe noch bei Tragulus bewahrt, wo die markhaltigen Haare in der Dreizahl auftreten können. Auch bei Tylopoda ist an bestimmten Körperstellen der Haarstand noch einfach, auch können isolierte Mittelhaare auftreten mit feinen Beihaaren [de Meijere].

Hautdrüsen fehlen niemals. Selbst bei Hippopotamus erhalten sich noch, in ursprünglicher Weise, an der Ohrmuschel alveoläre Drüsen an deren asinuösen Haaren und neben diesen auch tubulöse Drüsen. An Stelle letzterer finden sich über den Körper verbreitet zusammengesetzt-tubulöse Drüsen, die nach Schumacher tubulo-alveoläre Drüsen sind nach Art der mukösen Speicheldrüsen. Sie scheiden ein fadenziehendes, schleimiges Sekret von weinroter Farbe ab. Seröser Art ist das wässerige Sekret modifiziert-tubulöser Drüsen auf der Muffel (Flotzmaul) der Rinder und dem Nasenspiegel der Hirsche. Auch beim jungen Schwein münden die tubulösen Drüsen noch in den Haarfollikel, um sich später davon frei zu machen. Früher (I, S. 33 ff.) wurde ferner ausführlich dargelegt, daß bei Artiodactyla am Kopf, Rumpf, am Praeputium und an den Extremitäten bald tubulöse, bald alveoläre Drüsen, bald beide zusammen zu großen Drüsenkörpern sich häufen, die meist fettige, seltener eiweißhaltige Sekrete entleeren, welch letztere blau (Cephalophus) oder schwarz (Grimmia) gefärbt sein können.

Meist haben sie einen spezifischen, vielfach einen intensiven Geruch und spielen eine verschiedenartige Rolle im Haushalt dieser Tiere. Teils als Excitantia zum geschlechtlichen Verkehr, oder um die Geschlechter zusammenzuführen, vielleicht auch die versprengten Genossen bei solchen Arten, die in Herden leben. Letzterem Zweck dienen wohl die vielfach auftretenden Drüsenkomplexe am Carpus, Tarsus, Metatarsus und in der Zwischenklauenhaut. Anderenteils hat das Sekret die Aufgabe, Kontaktflächen benachbarter Hautstellen einzuschmieren. Anderenorts ist uns seine Bedeutung vielfach noch dunkel.

Die Zitzen liegen meist inguinal zu zweien oder vieren; wird ihre Zahl größer (bis zu 8—18 bei Sus), so liegen sie abdominal. Sie entstehen bei Nonruminantia mehr oder weniger deutlich nach dem Eversionstypus, wogegen die Zitzen der Wiederkäuer nach Bresslau als extreme Proliferationszitzen zu gelten haben. Sie werden durchzogen durch einen stark ausgebildeten Ausführungsgang, den Strichkanal (I, S. 43).

Der Hornhuf, die sogenannte Klaue, unterscheidet sich vom Huf der Pferde dadurch, daß die dorsale Nagelplatte (S. 411 u. I, S. 20) zwar gleichfalls

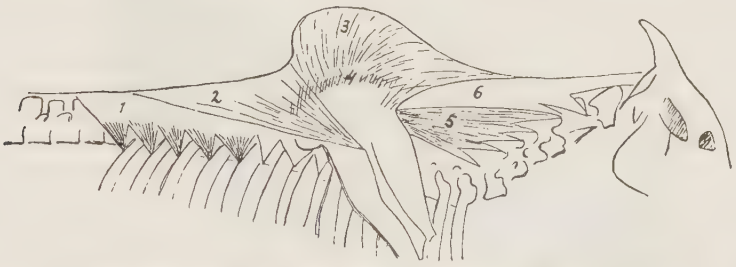


Fig. 347. Rückengegend des Zebu mit dem „Fettbuckel". Nach de Moulin. *1* Musc. serratus dorsalis; *2* M. trapezius dorsi; *3* M. rhomboideus cervicis superficialis; *4* M. rhomboideus dorsi et cervicis; *5* M. serratus cervicis; *6* M. splenius.

mit nach vorn gerichteter Wölbung die Nagelphalanx seitlich umfaßt, sich hinten aber nicht oder nur wenig einbiegt. Hierdurch grenzt der Zehenballen an das Sohlenhorn, das in verschiedener, systematisch nicht unwichtiger Ausdehnung sich zwischen Hornplatte und Zehenballen lagert. Letzterer bedingt eben diese Ausdehnung und beteiligt sich in verschiedenem Maße an der Herstellung der Sohlenfläche. Am ausgedehntesten, mit gleichzeitiger Ausbildung eines elastischen Sohlenkissens, bei Tylopoda, die daher ihren Namen entlehnen (s. dort).

Von eigentümlichen Anhängseln der Haut sind zu nennen: der Brustlappen (Triel, Wamme), der bei Rindern und einzelnen Antilopen als mediane Hautfalte vom Halse herabhängt. Ferner die Glöckchen oder Berlocken, die als paarige Hautfortsätze bei Ziegen, Schafen und einzelnen Schweinerassen in der Kehlgegend herabhängen. Diese enthalten einen Netzknorpel-Streifen und Fasern des Hautmuskels. Nach Bonnet sind es wahrscheinlich Rudimente des dritten Kiemenbogens. Nach Disselhorst (1906) wird die Grundlage dieser Halsanhänge vom zweiten Kiemenbogen geliefert. Ein Fettbuckel tritt auf dem Vorderrücken bei den Kamelen auf und stellt sich als eine Fettanhäufung in der Subcutis dar, ähnlich wie bei einzelnen Rassen von Schafen und Ziegen in der Steißgegend oder am Schwanze.

Der Widerrist-Höcker des Zebu verdient aber nur uneigentlich diesen Namen, da nach Boas und Petersen, sowie neuerdings nach de Moulin (1924) eine subkutane Fettschicht nur in untergeordneter Weise, hauptsächlich aber der auffallend starke Musc. rhomboideus cervicis superfic. sowie der M. rhomboideus dorsi et cervicis ihn bildet. Im erwachsenen Tier lagert sich aber auf und in ihm Fett ab, jedoch ohne Muskelverfettung.

Weit wichtiger sind die Hörner und Geweihe, die bei Ruminantia auftreten und die in Bd. I auf S. 23 nach verschiedenen Seiten hin besprochen wurden. Weitere, auch systematisch wichtige Eigentümlichkeiten bei einzelnen Abteilungen sollen bei diesen zur Sprache kommen.

Es liegt auf der Hand, daß Tiere von so verschiedener Kopfbildung, wie Schwein, Hippopotamus, Rind und Hirsch, nicht im Detail des Schädelbaues übereinstimmen können, um so weniger, als bei letzteren Hörner

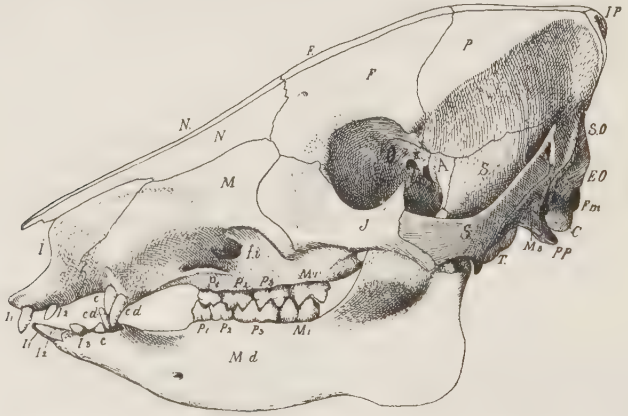


Fig. 348. Schädel von Dicotyles juv. *A* Alisphenoid; *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *Fm* Foramen magnum; *fi* Foramen infraorbitale; *fs* Foramen sphenorbitale; *I* Intermaxillare; *IP* Interparietale; *J* Jugale; *M* Maxillare; *Md* Mandibula; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *pp* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *II* Foramen opticum. Zähne: *I*1—3 Incisivi; *c* Canini; *cd* Milchcanini; $P_{1.\ 2.\ 3}$ zweiter bis vierter Prämolar; M_1 Molaris.

resp. Geweihe den Schädel beeinflussen. Trotzdem lassen sich gemeinsame Punkte auffinden, die ebenso viele Gegensätze zu den Perissodactyla liefern, wie namentlich H. N. Turner, Rütimeyer u. a. nachwiesen.

Die Nasalia sind nach hinten nicht oder nur in untergeordneter Weise verbreitert; die Orbita ist entweder durch einen Orbitalring oberflächlich von der Temporalgrube geschieden, indem die Processus postorbitales des Jugale und Frontale einander berühren, oder diese Fortsätze sind wenigstens vorhanden, aber getrennt. Abgesehen von Hippopotamus liegt sonst oberhalb der Orbita ein Foramen supraorbitale für den Austritt des Nervus supraorbitalis, das sich mit einer Furche nach vorn fortsetzt.

Das Lacrymale ist ausnahmsweise sehr gering (Dicotyles) oder nur in seinem facialen Teil gut ausgebildet (Hippopotamus, Sus usw.) mit einem oder mehreren Foramina lacrymalia, oder sein facialer und orbitaler Teil

sind gleichmäßig groß bei Ruminantia. Bei ihnen läßt sich aber diesbezüglich eine auch systematisch wichtige Stufenleiter erkennen, indem es mit Größenzunahme der Backenzähne, die eben Raum im Gesichtsschädel beanspruchen und mit Ausbildung von Hörnern, und Geweihen an Größe zunimmt. Klein ist es daher bei den hornlosen Tylopoda ohne massige Backenzähne. Geringen Fortschritt macht es bei den hornlosen Traguliden, bedeutenden bei den geweihtragenden Hirschen, wo es sich weit auf die Gesichtsfläche ausdehnt und verschieden tief ausgehöhlt ist für die Aufnahme der in Bd. I auf S. 36 genannten Tränengruben oder von suborbitalen Hautdrüsen. Es ist eine teilweise papierdünne Knochenplatte, die den Exethmoidea sich anschließt, mit unvollständiger Verknöcherung, wodurch die Ethmoidallücke entsteht: ein verschieden weiter Hiatus, der am getrockneten Schädel in die Nasenhöhle führt. Ähnliche Zustände zeigt das Lacrymale auch bei Cavicornia, unter denen es bei Rindern das Maximum seiner Ausdehnung auf dem Gesichtsschädel erlangt.

Offenbar steht dies in Zusammenhang mit der Knickung der Schädelachse zwischen Vomer und Sphenoid, die bei Ruminantia in verschiedenem Grade, am stärksten bei Cavicornia, zur Ausbildung kommt. Hierdurch wird der Gesichtsschädel dem Hirnschädel gegenüber ventralwärts abgebogen. Orientiert man die basicraniale (tribasilare) Achse horizontal, so wird dabei die Nasenöffnung nach abwärts, die Gaumenfläche nach hinten gerichtet (Fig. 349). Rütimeyer, Kober, namentlich aber Stehlin, die sich mit dieser Schädelmetamorphose, welche sich ontogenetisch verfolgen läßt, befaßten, legen dar, wie bei dieser Knickung der Gesichtsschädel gewissermaßen nur durch lockere Nähte sich verbindet und die entstehende Lücke durch den facialen Teil des Lacrymale angefüllt wird, das dementsprechend an Ausdehnung gewinnt. Korrelativ damit dehnen sich die Frontalia nach hinten aus, überdachen die Schädelhöhle, während der parietale und occipitale Teil ganz nach hinten verlegt wird. Bei Cervinae sind die Parietalia noch umfangreicher, bei Cavicornia werden sie schließlich zu schmalen Knochenstreifen reduziert, die auf den steil aufgerichteten occipitalen Abschnitt des Schädels verlagert sind. Sie verschmelzen früh miteinander; noch früher das Interparietale, wohl meist mit dem Supraoccipitale. Auch das Squamosum wird mit diesem Prozeß schrittweise basalwärts gedrängt, desgleichen erleiden die Sphenoidea in allen ihren Teilen Rückgang. Eine Sagittalcrista erscheint nur bei Tylopoda und Tragulidae. Die obwaltende Tendenz der Bevorzugung des Hirnschädels, wohl im Hinblick auf dessen Bewaffnung durch ein Gehörn, äußert sich bei Ruminantia auch in der breit-quadratischen Form des Basioccipitale, die auch den Nonruminantia zukommt, im Gegensatz zum abgerundeten, schmalen Basioccipitale der Perissodactyla, das zwischen den großen Foramina lacera posteriora eingeklemmt liegt. Letztere sind bei Artiodactyla eher klein zu nennen. Foramen ovale, rotundum und opticum sind getrennt. Das Pterygoid ist an seiner Basis nicht durchbohrt durch den Canalis alisphenoideus für die Arteria carotis externa, auch fehlt eine Fossa pterygoidea (ectopterygoidea), die nur bei Suidae zustande kommt, aber ganz ausnahmsweise so, daß die Crista pterygoidea, welche an der Wurzel des Processus zygomaticus squamosi anhebt, nicht in einen Fortsatz endet, wie bei den übrigen Artiodactyla, sondern sich zu einer Platte erhebt, an der eine Pterygoidplatte des Alisphenoid sich beteiligt, die darauf mit dem Pterygoid sich verbinden.

Große Verschiedenheit herrscht in der otischen Region. Auffällig ist die Kleinheit des Petrosum (Perioticum). Regel ist, daß es frei bleibt. Das Tympanicum ist in verschiedenem Maße zu einer meist länglichen Bulla

Fig. 349. Bos (Bibos) gaurus, Längsschnitt durch den Schädel des ausgewachsenen Stiers (schwarz) und des neugeborenen Kalbes (rot). Schädelachse des ersteren ($a\ b$) und des letzteren ($a\ \beta$) eingezeichnet, dgl. die Gehirnachse ($c\ d$); letztere ist für beide Tiere zur Deckung gebracht. Zur Demonstration der Knickung der Schädelachse und des Überganges der Parietalia in die Occipitalfläche des erwachsenen Tieres. Die Schnittflächen, auch wo sie substanzlos sind, durch Schraffierung hervorgehoben. Nach Stehlin.

aufgeblasen, die, abgesehen von Sus, ohne Beteiligung eines Entotympanicum zustande kommt. Sie ist aber nur bei Rindern und Hirschen hohl, bei Nonruminantia, recenten Tylopoda und Tragulidae mit blättrigem Knochengewebe angefüllt, welches, ähnlich wie bei Carnivora und Rodentia mit

großer Bulla, in Septa sich entwickelte, die radial von der Wand der Bulla ausstrahlen und sich sekundär untereinander verbinden.

Abgesehen von Cervidae mit kleiner Bulla und nicht ringsum geschlossenem knöchernem äußerem Gehörgang verlängert sich sonst das Tympanicum zu einem verhältnismäßig langen, knöchernen äußeren Gehörgang, der bei Hippopotamus weit nach oben reicht und eingeklemmt liegt zwischen Processus posttympanicus und postglenoideus. Ähnlich der Meatus auditivus spurius der Suidae (s. dort), nur fehlt hier letzterer Fortsatz und tritt hierfür der Hinterrand der Fossa glenoidea ein. Nur bei Ruminantia tritt das Mastoid deutlich zutage; ihm benachbart der meist lange Processus paroccipitalis, der seinerseits an die Bulla reicht, mit der sich das Tympanohyale verbindet. Bei Nonruminantia ist das Mastoid von der Schädeloberfläche ausgeschlossen, indem das in seinem hinteren Teil stark entwickelte Squamosum sich über das Mastoid ausbreitet und mit dem Exoccipitale vereinigt.

Der knöcherne Gaumen ist lang; das Intermaxillare hat Neigung zur Rückbildung, entsprechend dem Rückgang oder totalem Schwund der oberen Incisivi. Selbst bei den Schweinen erreichen die übrigens langen Fortsätze der Intermaxillaria die Frontalia nicht. Ihr Rüssel wird durch Knorpelteile, die dem Ethmoid angehören, gestützt, die zu einem Os praenasale oder Rüsselknochen verknöchern können. Auch bei Rindern tritt ein Os rostri auf (I, Fig. 66, S. 89).

Das periphere Geruchsorgan ist stets gut ausgebildet (vgl. S. 527), namentlich die Ectoturbinalia können äußerst kompliziert und zahlreich werden, so bei Cervidae bis 20 und mehr. Sechs ist die gewöhnliche Zahl der Riechwülste, acht bei Suidae. Das Nasoturbinale ist wenigstens in seinem hinteren Teile einfach aufgerollt, in der Mitte und vorn häufig pneumatisiert. Pneumatisierung des Schädels spielt überhaupt eine wichtige Rolle; die hierbei auftretenden verschiedenen Zustände hat Paulli ausführlich dargelegt (I, Fig. 162). Sie spielt auch eine Rolle im Knochenzapfen vieler Cavicornia. Über diesen Auswuchs des Frontale und den analogen Rosenstock der Hirsche wurde Bd. I, S. 28 gehandelt. Die Fossa glenoidea liegt ganz auf der Wurzel des Processus zygomaticus des Squamosum; sie ist quer verbreitert und gestattet namentlich bei Ruminantia ausgedehnte seitliche Verschiebung (Fig. 358 und I, 69). Hinten begrenzt sie ein erhöhter Rand, der zu breitem Processus postglenoideus werden kann. Das Maxillare richtet sich in der Stärke seines alveolaren Teils nach dem Maß der Backenzähne; bei Antilopen kann es in seiner facialen Oberfläche eine Grube aufweisen zur Aufnahme der maxillaren Hautdrüse. Abgesehen von Hippopotamus ist die Mandibel zierlich gebaut, hat einen hohen Ramus ascendens mit querem Gelenkkopf, hohem oder niedrigem (Suidae) Processus coronoideus und abgerundeter Ecke. Beide Unterkiefer sind durch Symphysenknorpel verbunden, der nur in der breiten Symphyse von Hippopotamus verknöchert.

Die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel beträgt nur 19, die der Sakralwirbel ist eine verschiedene, ist aber meist 4, ausnahmsweise 3, häufiger 5—6. Die Schwanzwirbel variieren zwischen 6—7 (Moschus) und 24 (Sus). Mit Ausnahme von Suinae sind auch hier, wie bei Perissodactyla, der 3. bis 7. Halswirbel opisthocöl, jedoch in verschiedenem Grade. Nur unbedeutend bei Hippopotamus; unter Ruminantia am schwächsten bei Tragulidae; vollkommen bei Tylopoda, Cavicornia und Cervidae, und zwar in der genannten Reihenfolge stets zunehmend. Abgesehen von Suinae und Tragu-

lidae, wo er konisch ist, ist sonst der Processus odontoideus des Epistropheus halbmond- oder hohlmeißelförmig ausgehöhlt (I, Fig. 83). Eine Clavicula wurde bisher nur beim Schaf als ganz vorübergehende Anlage angetroffen [Wińcza].

Wichtiger sind die Unterschiede in den peripheren Teilen der unguligraden Extremitäten. Bei allen recenten Formen sind sie paarzehig und haben 4 oder 2 Zehen. Das Gewicht des Körpers ruht mehr oder weniger gleichmäßig auf Finger resp. Zehe III und IV, zwischen welchen die Extremitätenachse hindurch geht. Die Zehen liegen als kongruente Gebilde, also paraxon, jederseits neben ihr.

Zweifelsohne hat sich dieser Zustand allmählich aus dem fünffingerigen plantigraden herausgebildet. Bereits im ältesten Tertiär sind aber Paraxonia und Mesaxonia geschieden. Es ist jedoch bemerkenswert, daß Popowa (1913) in der Entwicklung des Schweines, weniger ausgesprochen in der des Rindes, ein mesenchymatöses Rudiment des 1. Fingers fand. Ferner vorübergehende Anlage einer serialen Anordnung des Carpus; Ulna und Radius, ebenso wie Tibia und Fibula werden weit voneinander getrennt in paralleler Lage angelegt.

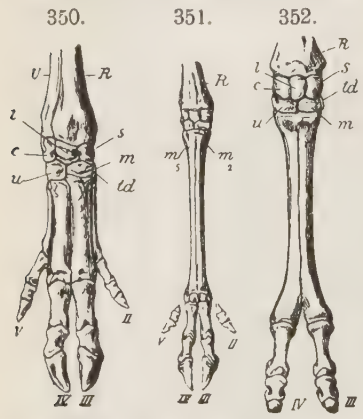
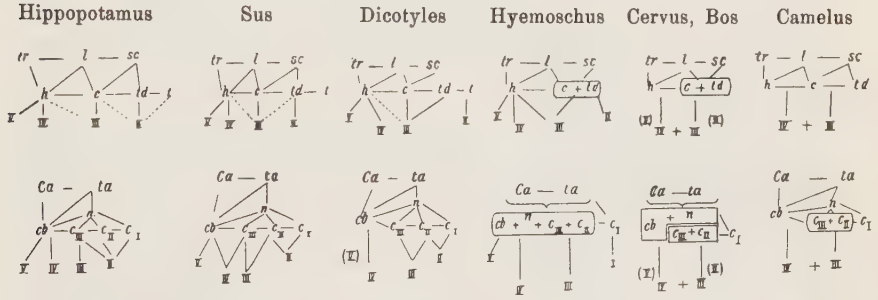


Fig. 350. Hand vom Schwein; 351. Edelhirsch; 352. Kamel. Nach Flower. *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *td* Trapezoid; *m* Capitatum; *u* Hamatum; m_2, m_5 Rudimente von Metacarpale *II* u. *V*.

Bei Hippopotamus hat die digitigrade Fußform noch viel Primitives bewahrt und erinnert insofern an Perissodactyla (Tapir) als namentlich der III. Finger länger ist, als der IV. Bei den übrigen Artiodactyla sind beide gleichlang, womit gleichzeitig die Reduktion der tetradaktylen Hand (und Fuß) beginnt. Diese hat statt, indem sich die Mittelfinger durch Streckung der Metacarpalia und Phalangen so weit vom Boden erheben, daß die Seitenfinger, die im Wachstum zurückbleiben, denselben allmählich nicht mehr erreichen wie bei Suiden. In noch bedeutenderem Maße geschieht dies bei Tragulidae, wo die II. und V. Metapodien nur noch als Griffelbeine sich erhalten mit vollständigen, wenn auch kleinen Fingern resp. Zehen. Bei den Ruminantia geht dieser Prozeß weiter und führt zunächst dazu, daß die Metapodien des III. und IV. Fingers zu dem langen Kanonenbein (Canon) verschmelzen. Abgesehen von Kamelen und Giraffen, bei denen Seitenfinger und -zehen vollständig schwinden, erhalten sich sonst meist die Phalangen von Finger und Zehe II und V, wenn auch in Resten. Die zugehörigen Metacarpalia bleiben dagegen nur zuweilen (telemetacarpale Hirsche) distal bestehen, während die Metatarsalia distal vollständig schwinden. Proximal dagegen erhalten sich beide insofern, als sie auch dort, wo sie ganz zu fehlen scheinen, mit dem Kanonenbein verschmelzen. Beim Schaf z. B. erhalten sich zuweilen, namentlich im Vorderfuß, neben dem proximalen Ende der Kanonenknochen die Rudimente von Metacarpale II und V. Auch das embryonale Rind hat 4 Metapodien, von denen nach Mettam Metacarpale II und Metatarsale V am

ehesten mit den benachbarten Knochen proximal verschmelzen. Mit der Reduktion der lateralen Finger greifen der III. und IV., also die beiden überwiegend oder ausschließlich funktionierenden, auf die carpalen resp. tarsalen Tragstücke derselben hinüber und gewinnen hierdurch mehr Raum für ihre proximalen Gelenkenden, die an Umfang zunehmen. Diese Umwandlung hat Kowalewsky eine adaptive genannt, insofern sie eine Adaptation ist an die Forderung erhöhter Schnellfüßigkeit, die längere und somit kräftigere Hebelarme in Gestalt von Phalangen-Endgliedern heischt, die zwar in Zahl abnahmen, in Länge aber zunahmen.

Wichtige Veränderungen erfährt Carpus und Tarsus. Dieselben stellen die folgenden Schemata übersichtlich dar. Sie lehren, daß mit Atrophie der Seitenfinger bei den Ruminantia, das Trapezium verloren geht und das Trapezoid und Capitatum verschmelzen, ausgenommen bei Tylopoda. Im Tarsus bleibt aber Cuneiforme I stets bewahrt, während einerseits Cuboid und Naviculare (Scaphoid), zum „Naviculo-cuboideum"



In diesen Schemata sind die gelenkigen Verbindungen der Carpalia und Tarsalia, Metacarpalia und Metatarsalia durch Linien angedeutet; Verschmelzung der Knochen durch: + und durch Vereinigung. Im Carpus (oberste Reihe) bedeutet: *c* Capitatum; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *sc* Scaphoid; *t* Trapezium; *td* Trapezoid; *tr* Triquetrum. Im Tarsus (unterste Reihe): *Ca* Calcaneus; *cb* Cuboid; *CI, II, III* Ento-, Meso-, Ectocuneiforme; *n* Naviculare; *ta* Talus; *II, III, IV, V* die bezüglichen Finger von Hand und Fuß. Die eingeklammerten haben ihre Verbindung verloren und treten nur in Resten auf.

(„Scapho-cuboideum"), andererseits Cuneiforme II und III verschmelzen. Bei Hyemoschus können selbst diese 4 Stücke ankylosieren, während bei Tragulus nach Boas Cuneiforme II und III dies tun mit dem proximalen Ende von Metatarsale III. Hingegen bleiben bei Tylopoda und Nonruminantia die Carpal- und Tarsalelemente getrennt.

Wie bei Perissodactyla erfährt die Ulna bei den Pecora Reduktion in ihrem mittleren Stück; ihr Olecranon bleibt zum Muskelansatz erhalten, ihr distales Ende beteiligt sich, mit dem Radius verschmolzen, an der Bildung des Radio-Carpalgelenkes. Vollständig verschmolzen ist sie aber mit dem Radius bei Kamelen; vollständig und selbständig bleibt sie bei Hippopotamidae, Suidae und Tragulidae. Ausgedehntere Rückbildung erlitt die Fibula, die nur bei Suidae und Hippopotamidae vollständig und frei ist. Schon bei Tragulidae verschmilzt ihr distales Ende mit der Tibia und bei den Pecora und Tylopoda stellt sie proximal nur mehr einen Griffel dar, der auch fehlen kann, distal aber übernimmt sie als Os malleolare die Funktion eines Malleolus externus. Dem Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum, dem Femur ein Trochanter tertius.

Mit dem Calcaneus artikuliert die Fibula oder ihr Rest. Der Talus ist gefurcht und hat eine proximale und distale Gelenkrolle; erstere für die Tibia ist tief ausgehöhlt, letztere in geringerem Maße, aber im Gegensatz zu den abgestutzten Facetten für Naviculare und Cuboid der Perissodactyla, mit einer medialen und einer lateralen konvexen Fläche für die genannten Knochen versehen (Fig. 353). Nach hinten gehen diese über in eine konvexe Gelenkfläche für den Calcaneus. Er spielt eine große Rolle im Sprunggelenk und damit bei der Bewegung des Fußes überhaupt. Bei dieser ist folgendes zu beachten: Scaphoid, Cuboid und Cuneiforme II und III verbinden sich amphi-arthrotisch fest untereinander und mit den Metatarsalia. Bei den schnellfüßigen Pecora wird dies noch besser erzielt durch Verschmelzung zu einem Scapho-cuboid, desgleichen durch Ankylosierung von Cuneiforme II und III, was sein Maximum bei Hyemoschus und Tragulus erreicht. Mit diesem festverbundenen Knochenkomplex artikuliert Talus und Calcaneus, die ein Doppelgelenk bilden. Namentlich der Talus auch mit dem Unterschenkel. Dem Talus ist die Fähigkeit bedeutender Lageveränderung eigen, so daß bei Streckung des Fußes der Unterschenkel ihn vor sich herschiebt und in den Tarsus drängt, während Beugung seine Lage wieder lockert.

Fig. 353. Talus von Helladotherium. Nach Gaudry. *t* Gelenkfläche für Tibia; *cc* für Calcaneus; *n* für Naviculare; *cb* für Cuboid.

Nicht ohne taxonomische Bedeutung sind die auch funktionell wichtigen metapodialen Gelenkkiele, die Bd. I, S. 135 ausführlich besprochen wurden. Es handelt sich um einen medianen Kiel auf dem distalen Gelenkende der Metacarpalia und Metatarsalia, dem auf dem proximalen Gelenkende der 1. Phalanx eine Furche oder Grube entspricht. Bei Pecora dehnt sich der Kiel und damit auch die phalangeale Grube über die ganze Circumferenz der Gelenkflächen aus. Bei Tragulidae sind beide auf die ventrale Circumferenz beschränkt; bei den digitigraden Tylopoda fehlen sie.

Das Gehirn hat den Ungulatentypus. Das Kleinhirn wird wenigstens zum Teil überdeckt von den großen Hemisphären, deren Fossa Sylvii von 3 konzentrischen Windungen umzogen wird: der sylvischen, suprasylvischen und marginalen, getrennt durch den Sulcus suprasylvii und lateralis. Meist wird die marginale Windung, die an die mediane longitudinale Scissur grenzt, durch einen medio-lateralen Sulcus in die marginale s. str. oder sagittale und in die laterale Windung zerlegt (I, S. 160). Komplikation können diese Windungen erfahren durch sekundäre transversale Furchen. Stets ist das Riechzentrum außerordentlich entwickelt: dies äußert sich im Umfang des Bulbus olfactorius und seiner Fortsetzung in den Lobus hippocampi, die durch die Fissurae rhinales gegenüber dem Hemisphärenmantel abgegrenzt, diesem als umfangreiche basale Masse unterliegen.

Wir wissen aber, daß ein umfangreicheres Gehirn erst eine verhältnismäßig neue Erwerbung der Artiodactyla ist, im Gegensatz zu ihren tertiären Stammesgenossen (I, S. 152). Diesen primitiveren Zustand wahrte sich noch Hippopotamus, wo ich das Verhältnis des Hirngewichtes zum Körpergewicht wie 1 : 3105 fand, somit nach den großen Balaenopteriden das ungünstigste bekannte Verhältnis.

Auch durch ihr peripheres Geruchsorgan bekunden sich die Artiodactyla als stark osmotische Tiere trotz der, ursprünglichen Verhältnissen entsprechenden, geringen Zahl von nur 5 Endoturbinalia bei den Ruminantia mit 6 Riechwülsten. Schweine verhalten sich diesbezüglich mehr wie die Perissodactyla mit bis zu 8 Endoturbinalia. Außerordentlich zahlreich werden die Ectoturbinalia; weiter ist charakteristisch die Pneumatisierung der Ethmoturbinalia, die entweder eine selbständige ist oder in Zusammenhang steht mit der Pneumatisierung benachbarter Schädelknochen [Paulli]. Letztere Erscheinung tritt bei Hippopotamus und den Suidae sehr zurück, auch bei kleinen Ruminantia, wie die Tragulidae, die nur einen Sinus maxillaris haben, während sie bei großen Formen, Rind z. B., die Mehrzahl der Schädelknochen einbegreift (I, Fig. 162). Das Maxilloturbinale ist im allgemeinen groß und doppelt gewunden. Auffällige Veränderung erfährt die Nase bei Saiga tartarica (Antilope saiga) mit kurzen Nasalia, so daß die Lacrymalia sich an der Bildung des Vorderrandes der knöchernen Nasenlöcher beteiligen; hieran schließt sich die rüsselartige, aufgeblähte Nase an mit abwärts gerichteten Nasenlöchern. In geringerem Maße findet sich diese Einrichtung auch bei Pantholops.

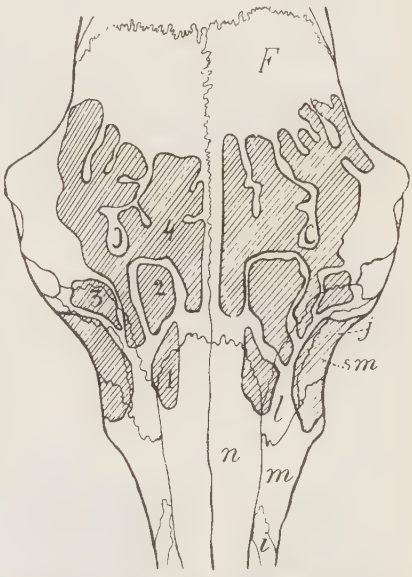


Fig. 354. Schädel vom Schaf, von oben gesehen. Nach Paulli. Pneumatische Höhlen *1* im Nasale; *2, 3* und *4* im Lacrymale und Frontale; *sm* Sinus maxillaris; *F* Frontale; *i* Intermaxillare; *j* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *n* Nasale.

Das Gebiß, das stets heterodont und diphyodont ist, zeigt große Verschiedenheiten nach Form und Zahl der Zähne. Für die ältesten Formen galt die Zahnformel $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$, die auch noch für das recente Genus Sus gilt. Diese 44 Zähne bilden eine geschlossene Reihe, sind brachydont, ohne Zementbedeckung, haben geschlossene Wurzeln, waren anfänglich trituberkular, wie beim untereocänen + Pantolestes, bald aber quadrituberkular und bunodont. Reduktionen, die das Gebiß erfuhr durch Ausfall von Zähnen; ferner sekundäre Veränderungen, indem einzelne wurzellos wurden und permanenten Wuchs erhielten (Canini der Nonruminantia und mancher Ruminantia), andere wenigstens hypselodont wurden mit spätem Schluß der kurzen Wurzeln (Bovidae); Entstehung von Diastemen durch Verlängerung der Kiefer und anderes mehr, das eine Rolle spielt bei vielen Formen, die sich bis heute erhielten oder bis in die Neuzeit ihrer Blüte entgegengingen, wird weiterhin zur Sprache kommen. Für den Augenblick haben wir für die Form der Backenzähne vom bunodonten Zahn auszugehen. Dies lehrt nicht nur die Paläozoologie, auch embryologische Untersuchungen, wie die von Taeker, denen zufolge die Ontogenese der bunodonten Nonruminantia und der selenodonten Ruminantia im wesent-

lichen ein übereinstimmendes bunodontes Initialstadium erkennen läßt. Nicht minder wichtig ist, daß Taeker den Beweis liefern konnte, daß im Unterkiefer die Zeitfolge des Entstehens der Koniden auf den Molaren in Übereinstimmung ist mit Osborns Bezeichnungsweise (S. 416 u. I, S. 254). So entsteht zuerst der Protoconid und neben ihm der Metaconid, darauf Para-, endlich Hypoconid. Auch im Oberkiefer herrscht im allgemeinen Parallelismus der Ontogenese mit der Trituberkulartheorie von Cope und Osborn, doch ist die Zeitfolge des Auftretens der Coni nicht in allen Teilen in Harmonie mit den paläontologischen Schlüssen. Es entsteht zuerst der Paraconus, alsdann der Metaconus. Auf diesem Zweihöckerzahn entsteht darauf in P_4 der Protoconus, weiterhin der Hypoconus. In P_3 erst der Hypoconus. Dieser dreigipfelige Zahn bleibt bestehen bei Suiden, Traguliden und zahlreichen tertiären Artiodactyla, bei allen übrigen erscheint schließlich auch der Protoconus, wodurch P_3 ebenso wie P_4 molariform wird[1]).

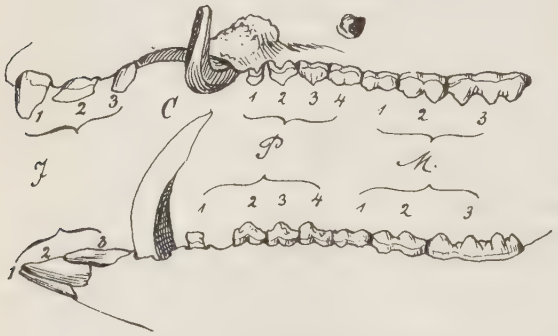


Fig. 355. Gebiß von Sus vittatus.

Die 4 Coni des bunodonten Zahnes stehen sich paarweise gegenüber und liefern durch Erhöhung zu Pyramiden die quadrituberkularen, bunodonten Molaren der ältesten Suiden, die aber nach Stehlin keine ursprüngliche Zahnform ist, sondern im Eocän von einer eigentümlichen Abart der Semiselenodontie ausging. Bald fügen sich 1 bis 2 Zwischenhöcker hinzu (+ Hyotherium u. a.). Gleichzeitig werden die Höcker stumpfer und niedriger und durch weitere Zunahme der Nebenhöcker entsteht daraus der Warzenzahn der modernen Schweine.

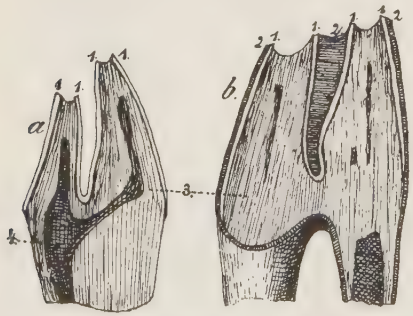


Fig. 356. Vertikalschnitt in nat. Gr. durch einen Molaris. Nach Gaudry. a Von Trogocerus amalthaeus, b vom Rind. *1* Schmelz, *2* Zement, *3* Dentin, *4* Zahnhöhle.

Auf dem anderen Wege, der zum selenodonten Zahne führt, bilden die Außenhöcker der oberen Molaren bei primitiveren Formen nach außen offene V, die sich weiterhin zu Halbmonden abrunden. Meist vereinigen sie sich, springen hier faltig vor und bilden eine „Außenwand" (I, Fig. 249). Die Innenhöcker bleiben noch konisch, werden V-förmig, darauf Halbmonde, die sich schließlich mit den äußeren Halbmonden verbinden und als-

1) Daß die Höcker der Prämolaren durch Scott eine eigene Nomenklatur erhielten, wurde Bd. I, S. 254 hervorgehoben.

dann eine Marke oder Insel umschließen. Auch kann vom Cingulum ein Pfeiler zwischen den inneren Halbmonden entstehen und daneben ein weiterer. An diese Komplikation kann sich langdauerndes Wachstum der Krone anschließen, die hypselodont wird, ihre kurzen Wurzeln erst spät schließt und durch weitere Ausbildung der Pfeiler und durch Zementablagerung schließlich zu den prismatischen Zähnen der Bovidae führt. Ähnliche Umbildung erfahren die unteren Molaren, die aber stets schmäler sind. Ihre Halbmonde öffnen sich nach innen. Hier stoßen die inneren meist zusammen und bilden eine „Innenwand". Pfeiler entstehen an der Außenseite, die endlich bei Bovidae lappige Fortsätze haben und gefälteltes Email.

Die eben vorgetragene ältere Auffassung von der Genese der oberen Molaren erheischt eine Ergänzung im Lichte der neueren maßgebenden Untersuchungen von Stehlin. Sie führten ihn dazu, vom M der eocänen Formen mit keilförmigem Umriß auszugehen, dessen trigonodonte Krone zwischen dem vorderen (Paraconus) und hinteren (Metaconus) Außenhöcker einerseits und dem Innenhöcker (Protoconus) andererseits die Zwischenhöcker Protoconulus und Metaconulus enthält. Im Stamme der Artiodactyla bildet sie sich auf dreierlei Weise zu einer Krone mit viereckigem Umriß um (Fig. 357). Während in der Sektion der + Hypoconifera (— Entelodontidae und + Dichobunidae) der Protoconus nach vorn rückt und der hintere Zwischenhöcker (Metaconulus) erstarkt, entsteht an beider Grenze aus dem Basalcingulum ein kleiner Höcker, der zum Hypoconus auswächst und die Krone zu einer quadrangulären macht mit 4 gleichstarken Haupthöckern. — Bei den + Caenotheriidae wird die viereckige Krone dadurch erreicht, daß der Protoconus nach hinten rückt; der stärker gewordene Protoconulus nach innen. Sie weicht aber von der vorigen dadurch ab, daß der Hypoconus nicht zur Entwicklung kommt. An seiner Statt steht der Protoconus; dessen ursprüngliche Stelle aber wird durch den Protoconulus eingenommen. — In einer 3. Sektion endlich, den Euartiodactyla, welche alle übrigen Artiodactyla umfaßt, verschiebt sich, wie im ersten Falle, der Protoconus nach vorn, der hintere Zwischenhöcker des Urplanes, der Metaconulus, erstarkt aber zu einem Haupthöcker und macht — statt des Hypoconus, der fehlt — die Krone zu einer viereckigen. In dieser Gruppe treffen wir auf der einen Seite die Neobunodontie der Nonruminantia an, auf der anderen Seite die Selenodontie in ihren verschiedenen Äußerungen. Und zwar von der Bunoselenodontie der + Anthracotheriidae und + Anoplotheriidae bis zur Tetraselenodontie, wie sie in den Ruminantia kulminiert, bei denen der vordere Zwischenhöcker (Protoconulus) schwand, die übrig gebliebenen 4 Haupthöcker (*pa*, *me*, *pr*, *ml*) zu Halbmonden sich ausgestalteten.

Die typische Zahl $\frac{3}{3}$ der I erhält sich noch bei einzelnen Suiden, bei anderen hat Ausfall von I_1 (Dicotyles) oder von i_1 und I_2 statt (Phacochoerus). Ähnlich bei Hippopotamidae, bei denen, abgesehen davon, daß die I und C permanent wachsende Zähne werden, der älteste pliocäne + Hexaprotodon noch $\frac{3}{3}$ I, der erwachsene Hippopotamus nur noch $\frac{2}{2}$ hat, im Milchgebiß unten aber noch drei (Fig. 368). Diese Reduktion, namentlich der oberen Antemolaren, wird bedeutender bei Ruminantia. Bei sämtlichen erhalten sich die Incisivi im Unterkiefer. Oben aber hat progressives Schwinden in dieser Folge statt: erst schwindet I^1, darauf I^2, I^3, weiterhin folgt P^1, schließlich C. Nach Mayo und Hoffmann lehrt dies auch

die Ontogenese durch die verschiedenen Grade der Reduktion an der Zahnleiste an den Stellen, wo später Zähne fehlen. Im Zwischenkiefer treten nur bei Tylopoda noch 3 I im Milchgebiß auf, während das erwachsene Tier nur noch $I\frac{3}{3}$ hat; bei Tragulidae und Pecora werden aber die oberen I nur ganz vorübergehend angelegt.

Die Canini fehlen nur im Oberkiefer mancher Ruminantia, unten nehmen sie bei Tragulidae und Pecora die Gestalt eines I an und schließen

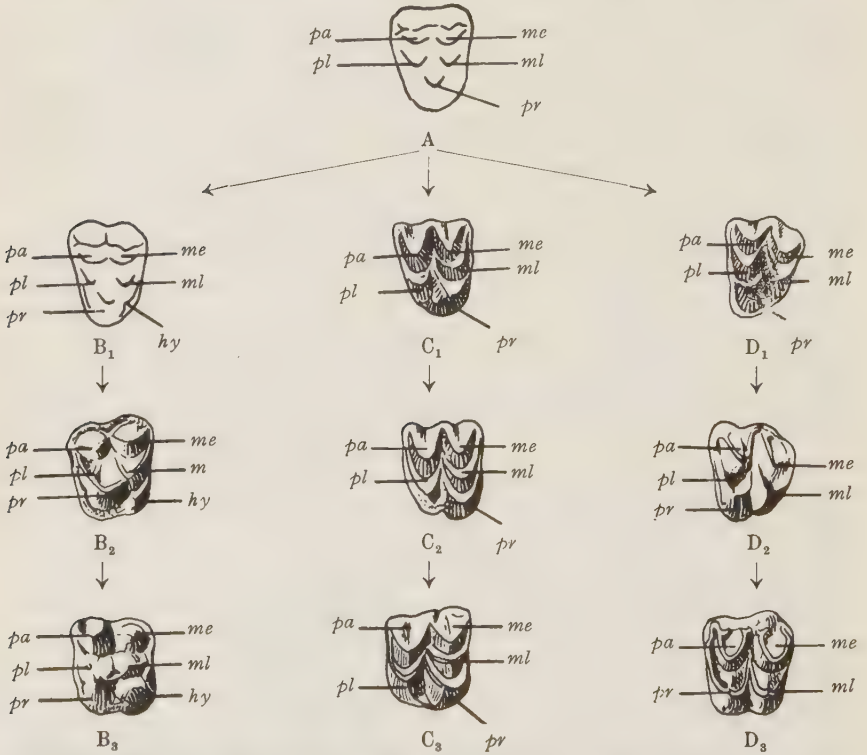


Fig. 357. Die drei verschiedenen Spezialisationswege der Artiodaktylenmolaren. Nach H. G. Stehlin, 1910. (Aus Abel, Vorzeitliche Säugetiere).
A: die gemeinsame Ahnenform (schematisiert).
1. Reihe: +Hypoconifera. B_1: primitive Dichobunidenform. — B_2: Hyperdichobune nobilis. — B_3: Dichobune leporina.
2. Reihe: +Caenotheriidae. C_1: Oxacron Courtoisi. — C_2: Caenotherium spec. — C_3: Caenotherium laticurvatum.
3. Reihe: Euartiodactyla. D_1: Pseudamphimeryx Renevieri. — D_2: Dacrytherium ovinum. — D_3: Dichodon cuspidatum.
pr Protocon; *pa* Paracon; *me* Metacon; *pl* Protoconulus; *ml* Metaconulus; *hy* Hypocon.

sich an die Incisivi an, wie namentlich die +Oreodontidae lehren [Scott]. Häufig wird, vorzüglich der obere, ein wurzelloser Zahn, der bedeutende Größe erlangen kann und namentlich beim Männchen eine tüchtige Waffe wird, besonders bei solchen, denen ein Geweih abgeht (Moschus, Hydropotes) oder bei denen es nur gering entwickelt ist (Muntiacini [Cervulini]). Eine unter Artiodactyla einzig dastehende Differenzierung erfährt der antemolare

Teil des Unterkiefergebisses von + Myotragus balearicus, einem jungtertiären Boviden, den die außergewöhnliche Verkürzung namentlich des Metacarpus und Metatarsus zum Klettern befähigte. Jede Unterkieferhälfte trägt nämlich in ihrem symphysialen Teil an Stelle der 3 Incisivi und des incisiviformen Caninus, einzig den mittleren I, der zu einem großen, gebogenen, persistent wachsenden, nagezahnartigen Gebilde umgebildet ist, der vermutlich das Tier befähigte, Baumrinde oder ähnliches abzunagen [C. W. Andrews 1915].

Mit Recht wies G. S. Miller (1924) darauf, daß diese Zahnform bei Vicugna sozusagen vorbereitet wird, insofern als die Milchincisivi noch die Meißelform aufweisen. Ihre Nachfolger aber sind schwach gekrümmte, prismatische Nagezähne mit offener Wurzel, langer Pulpa, permanentem, wenigstens lange dauerndem Wuchs und nur labialer Schmelzbedeckung.

Nur bei Nonruminantia kommen noch $\frac{4}{4}$ P vor, doch wird bereits unter Suidae ihre Zahl auf $\frac{3}{3}$ reduziert (Babirussa). Allgemein ist ihre Zahl meist $\frac{3}{3}$; bei Ruminantia sind es $\frac{P_2\ P_3\ P_4}{P_2\ P_3\ P_4}$. Über die Bedeutung von P_1 wurde oben S. 420 gehandelt. Stets weichen die P von den Molaren ab; denn werden sie molariform, so bleiben sie doch stets einfacher. Es ist weiter ein Attribut aller Artiodactyla, gleichgültig ob sie bunodont oder selenodont sind, daß der letzte Milchmolar verlängert ist, der Form nach aber den permanenten Molaren gleicht; der vorletzte Milchmolar ist aber ein verlängerter Zahn von komplizierterem Typus als der letzte Milchmolar oder die 2 folgenden permanenten Molaren. Im erwachsenen Gebiß ist andererseits der letztere obere P fast immer einfacher als der 1. M und niemals komplizierter oder länger. Die Zahl der Molaren ist $\frac{3}{3}$, stets hat M_3 einen dritten Lobus.

Hier sei zum Schlusse hervorgehoben, daß den höheren Anforderungen der Kaufunktion der bunodonte Zahn der Nonruminantia entspricht durch Bildung von Zwischenhöckern und dadurch polybunodont wurde. Eine andere Richtung schlug die Mehrzahl der übrigen Artiodactyla ein. In deren ursprünglichem brachyodonten, meist fünfhöckerigem M ging der Zwischenhöcker verloren, die übrigen dehnten sich in der Längsrichtung des Zahnes aus, nahmen V-, darauf Halbmondform an, mit oben und unten entgegengesetzter Konvexität. Dies entspricht der quergerichteten Kaubewegung, wobei die Kiefer von rechts nach links resp. umgekehrt übereinander geschoben werden. Dabei wirken die Halbmonde mit ihren Emailleisten am günstigsten zum Zerkleinern und Zerreibung der Nahrung (I, S. 251).

Man nimmt seit Kowalewsky an, daß diese Umformung in der Mitte des Tertiärs veranlaßt wurde durch radikale Änderung der Pflanzendecke unter dem Einfluß einer klimatischen Veränderung. Die ursprüngliche Form der Backenzähne genügte der weichen Pflanzennahrung, wie die Wälder und Sumpfgebiete sie lieferten. An ihre Stelle traten aber die harten Gräser und Samen der Prairien. Deren Bewältigung forderte die selenodonte Bezahnung, wie sie eben in ihrer Funktion angedeutet wurde.

Sie erfuhr Verstärkung durch Ausbildung zu hypselodonten, schließlich prismatischen, fast wurzellosen Zähnen. — Nur wenige der zahlreichen alttertiären Artiodaktylen-Stämme waren, wie die Ruminantia, dieser „adaptiven Anpassung" fähig und könnten sich erhalten und waren, um mit Abel zu reden, „weiterbildungsfähige" zu den heutigen Ruminantia, gegenüber den „inadaptiv angepaßten", die er als „fehlgeschlagene" bezeichnet und die im Laufe der Zeiten zugrunde gingen.

Wichtige Hilfsmittel bei der Nahrungsaufnahme sind die Lippen beim Pflücken und Abrupfen von Pflanzenteilen; bei Kamelen und Giraffen ist namentlich die Oberlippe ein ausgesprochenes Greiforgan zum Brechen von Zweigen. Bei Rindern bildet die bis zu den Nasenlöchern haarlose Oberlippe eine durch seröse Drüsen feuchte Fläche, die als Muffel, Flotzmaul, bekannt ist. Letzteres nimmt bei Cerviden, verschieden breit, als Nasenspiegel von den Nasenlöchern ab, die Mitte der Oberlippe ein. Nur beim Renntier und bei Alces ist Rhinarium und Oberlippe ganz oder fast ganz behaart. Bei letzterem ist die Oberlippe einigermaßen rüsselartig verlängert mit kleiner nackter medianer Stelle; die Nasenlöcher liegen aber noch lateral, nicht ventral wie bei Saiga und Pantholops (S. 527). An dieser Stelle liegt bei Suidae die Rüsselscheibe, die durch pränasalen, verknöcherten Knorpel des Ethmoid (Rüsselknochen) gestützt wird (I, S. 89). Die Schleimhaut

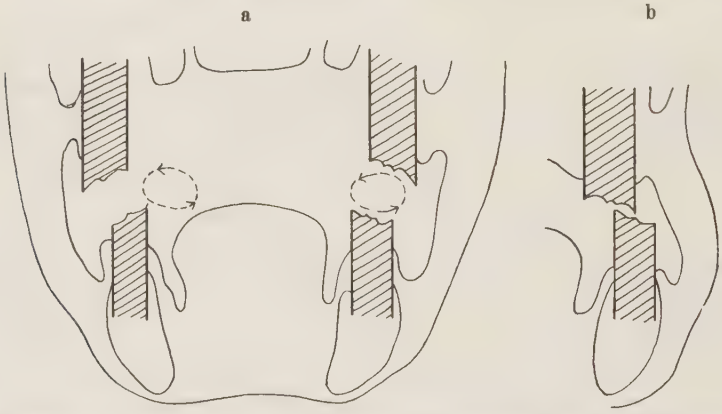


Fig. 358. a Schematischer senkrechter Durchschnitt durch das Maul des Schafes. Nach F. E. Schulze. — Öffnungsstellung. Ansicht von vorn. Nat. Gr. Die gestrichelte Ellipse, welche zwischen den übereinanderstehenden Zähnen der linken Seite eingezeichnet ist, deutet den Weg der medialen Randkante des betreffenden Unterkiefermahlzahnes und die angegebenen Pfeile die Richtung der Bewegung beim Wiederkäuen eines linksgelegenen Bissens an. Die an der rechten Seite eingezeichnete gestrichelte Ellipse mit den Richtungspfeilen gibt den Weg der medialen Zahnkante der nicht beim Kauakt direkt beteiligten rechten Mahlzahnreihe an. b Senkrechter Schnitt durch die linke Seite des Maules. Nat. Gr. Der Unterkiefer nach links verschoben.

der Lippen und Wangen der Wiederkäuer ist mit zahlreichen verschieden großen, zuweilen verzweigten, oberflächlich verhornten und schlundwärts gerichteten Papillen besetzt, welche die Schleimhaut gegen mechanische Insulte der aufgenommenen Pflanzenteile schützen, aber auch das Gleiten der Bissen befördern (I, S. 272).

Allgemein kommen Gaumenleisten (Staffeln) vor, von denen bei Rindern bis zu 18 auftreten, deren Hinterrand gezackt ist; außerdem besitzt der harte Gaumen vorn die Gaumenpapillen, auf denen der Nasengaumengang (Ductus Stenonianus) ausmündet, welcher Mund- und Nasenhöhle verbindet. Er liegt in einer schwieligen Platte von besonderer Ausbildung und Bedeutung bei Ruminantia mit fehlenden oberen Incisivi. Hier geschieht das Abschneiden der Gräser und Kräuter durch die Reihe der unteren Vorderzähne, die gegen die Gaumenschwiele gestemmt werden.

Die weitere Zerkleinerung geschieht durch mahlende Bewegung des Unterkiefers, wobei mit dessen Herabziehen sich eine Verschiebung desselben um seine Längsrichtung in den beiderseitigen Gelenkgruben kombiniert. Darauf erfolgt ein Emporziehen des ganzen Unterkiefers durch die Kaumuskeln, worauf der Hergang sich wiederholt aber unter Schrägstand nach der anderen Seite. So geschieht die Bewegung nahezu in einer Ellipse (Fig. 358), wobei die Mahlzähne übereinander gleiten und die zwischen ihnen geschobenen Futterbissen zerquetschen und zermahlen. Der Bewegungszyklus kann auch ein komplizierterer werden und wie bei den Kamelen eine Achtertour beschreiben.

Der weiche Gaumen fällt beim Schwein durch seine Kürze auf, so daß die Epiglottis sehr leicht die prävelare Lage annimmt (I, S. 285), ebendort wurde die Bursa pharyngea des Schweines erwähnt (I, Fig. 213), von der sich auch beim Reh Andeutungen finden. Hierher gehören auch die Aussackungen des weichen Gaumens, welche die Kamele zur Brunstzeit aufblähen und aus dem Maule hervortreiben. Hippopotamus hat eine retrovelare (intranariale) Epiglottis, wie bei einem tauchenden Tiere auch nicht anders zu erwarten ist.

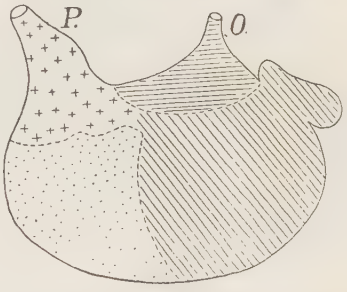


Fig. 359. Magen von Sus scrofa. Querschraffiert: Schlundabteilung; schrägschraffiert: Cardiadrüsenzone; punktiert: Fundusdrüsen; Kreuze: Pylorusdrüsen. *O* Ösophagus; *P* Pylorus. Nach Edelmann (aus Oppel).

Die Zunge ist bei Ruminantia, denen obere Incisivi fehlen, ein wichtiges Organ zum Abreißen von Gras, Zweigen und anderem Futter und dementsprechend beweglich, vorstreckbar, derb und vorn zugespitzt. Vielfach verhornen die nach rückwärts gekehrten, spitzen Papillae filiformes, die den Zungenrücken bedecken. Dazwischen liegen Papillae fungiformes. Auf dem hinteren Zungenrücken finden sich bei Cervidae und Bovidae über 40, wenigstens aber 10 Papillae vallatae in zwei Reihen; bei Tylopoda treten sie beiderseits in einer Reihe von drei bis vier von bedeutender Größe auf; bei Traguliden verschmelzen sie zu einem schräg gelagerten Spalt beiderseits. Ein Paar findet sich bei Suidae. Hier erreichen die Papillae foliatae bedeutende Größe, während sie bei Ruminantia sehr zurücktreten oder ganz fehlen.

Allgemein hat der Magen Neigung zu Komplikation. Dies äußert sich bereits bei Suidae; unter diesen ist er bei Phacochoerus noch einfach, beim Schwein hat er bereits eine linksseitige Cardiatasche (Saccus coecus). Komplizierter ist der Bau der Schleimhaut. Fig. 359 zeigt ihre Verteilung in Regionen. An die Einmündung des Ösophagus schließt sich eine Fortsetzung von dessen drüsenlosem Epithel an. Die drüsentragende Schleimhaut bildet links die Cardiadrüsenregion, die mit ihren tubulösen Drüsen auch den Blindsack bekleidet. Eiweißverdauung liegt der linken Magenhälfte nicht ob, wohl nur Anfeuchten und Erweichen des Futters. Die Pepsinbildung besorgt die Fundusdrüsenzone, die rechtsseitig an der großen Kurvatur liegt und Magendrüsen mit Haupt- und Belegzellen hat. Die Pylorusdrüsenregion hat verzweigte tubulöse Drüsen. Bei Dicotyles erfährt die linke Magenhälfte weitere Komplikation, indem die ösophageale

Abteilung an Ausdehnung zunimmt und sich in zwei Abteilungen einschnürt, von denen die linke zwei blindsackartige Anhänge zeigt. Auch Hippopotamus hat links Blindsackbildung mit Schleimhautfalten und Muskeleinlagerung.

Mit der unter Säugern bei Ruminantia einzig dastehenden Einrichtung des Wiederkäuens verbindet sich Komplikation und besondere Einrichtung des Magens, die bei Pecora ihr Maximum erreicht. Die folgende Darstellung gilt für die Pecora; das primitivere Verhalten bei Tylopoda und Tragulidae soll bei diesen angedeutet werden.

Der Wiederkäuermagen besteht aus drei Hauptabteilungen. Die erste (Vordermagen Boas), die ösophagealer Abkunft ist, umfaßt den Pansen (Rumen) und den Netzmagen (Haube, Reticulum, Ollula), der in dieser Form und Bedeutung bei Tylopoda nicht vorkommt. Der Netzmagen ist eine Ausstülpung des Pansen und mit ihm in offener, weiter Verbindung. Letzterer ist als kropfartige Aussackung des Ösophagus aufzufassen, wofür auch der seltene Befund von Schleimdrüsen, die den Ösophagealdrüsen gleichen [Zimmermann], spricht. Er hat einen dorsalen und ventralen, verschieden tiefen blindsackartigen Pansensack, die z. B. bei Cervus equinus auf kurze, konische Ausstülpungen reduziert sind. Ihnen entsprechen nach innen vorspringende muskulöse Falten (Pfeiler) der Schleimhaut. Diese ist zottig durch hohe Papillen. In den Pansen mündet die Speiseröhre. Von dieser Einmündung zieht eine durch zwei Schleimhautfalten begrenzte Rinne (Schlundrinne) bis an die Öffnung der zweiten Hauptabteilung (Mittelmagen Boas).

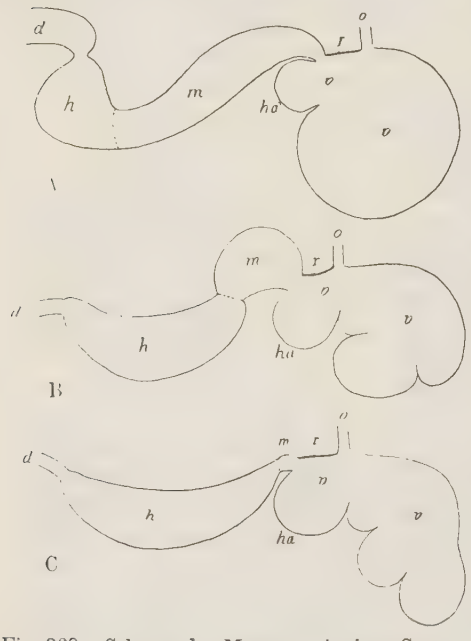


Fig. 360. Schema des Magens. A eines Cameliden, B eines gewöhnlichen Wiederkäuers, C von Tragulus. *d* Dünndarm; *h* Hintermagen; *ha* Netzmagen; *m* Mittelmagen; *o* Ösophagus; *r* Schlundrinne; *v* Vordermagen. Nach Boas.

Diese, der Blättermagen (Psalter, Omasus, Buchmagen) ist ebenso wie Pansen und Netzmagen drüsenlos, mit Pflasterepithel bekleidet und außerdem in hohe Falten gelegt. Er darf wohl von der dritten Abteilung (Hintermagen Boas): dem Labmagen (Abomasus), der Zylinderepithel, Pepsindrüsen und eine weiche Schleimhaut hat, abgeleitet werden. Hierfür spricht, daß er bei Tylopoda noch auf primitiver Stufe steht, insofern er sich vom Labmagen nur durch geringere Ausbildung der Drüsen, initiale Faltenbildung, aber nicht äußerlich abhebt [Boas]; und bei Traguliden ist er so unbedeutend, daß er meist als fehlend angegeben wird. Die Einmündung der Schlundrinne in dieses Magenkompartiment betrachte ich als die ursprüngliche, die sich zu einem

Spalt (resp. zu einer Rinne) auszog durch Aussackung der ersten ösophagealen Abteilung, die darauf bei weiterer Ausdehnung einerseits den falschen „Netzmagen“ [Boas] der Tylopoda, andererseits den Netzmagen der übrigen Ruminantia abschnürte. Für weiteres sei auf die Lehrbücher der Anatomie der Haustiere verwiesen.

Das flüchtig gekaute Futter fällt zunächst in die ganz oder fast ganz drüsenlose erste Abteilung, wo es unter Zutun von Mikroorganismen einer Gärung und unter dem Einfluß von Wärme und Feuchtigkeit einer Mazeration unterworfen wird, an der sich z. B. beim Rinde zahlreiche Infusorien mechanisch beteiligen können. So vorbereitet wird es regurgitiert, nochmals gekaut und gleitet dann abermals den Ösophagus hinab. An dessen Einmündung haben sich aber jetzt die beiden Lippen der Schlundrinne geschlossen, so daß das Futter zum Blättermagen geleitet wird. In diesem wird aus dem Speisebrei ein großer Teil der Flüssigkeit ausgepreßt, die in den Labmagen abfließt und hier resorbiert wird. Der Blättermagen ist aber nicht nur Exsikkationsmagen [Ellenberger], seine zahlreichen rauhen Blätter verreiben die Futterteile noch weiter, so daß sie nur in feiner Form in den Labmagen gelangen, wo die chemische Verdauung statthat. Im Säuglingsalter ist Pansen und Netzmagen klein, so daß die Milch fast vollständig sofort in die letzte Magenabteilung fließt.

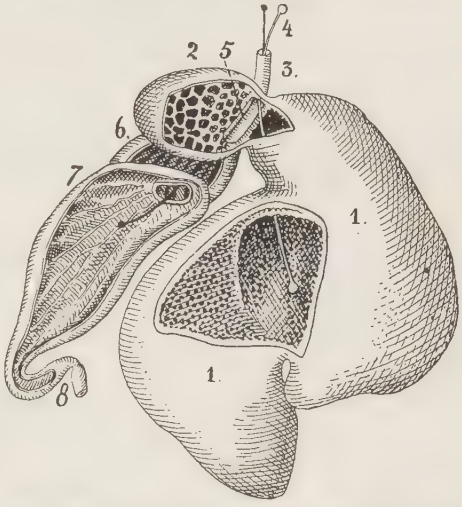


Fig. 361. Magen vom Schaf. Nach Carus und Otto. *1* Pansen; *2* Netzmagen. In diese beiden Abteilungen, die in weiter Verbindung sind, öffnet sich der Ösophagus *3*, wie die eingeführte weiße Sonde *4* zeigt. Die schwarze Sonde dringt durch die Schlundrinne *5* in den Blättermagen *6* und darauf in den Labmagen *7*; *8* Anfang des Dünndarms.

Der Nutzen des Wiederkäuermagens für herbivore Tiere, deren wesentlichster Schutz vor Feinden in der Flucht liegt, ist deutlich. Schnellfüßig erreichen sie die Futterplätze, füllen durch schleuniges Weiden ihren Pansen und können sich jetzt nach sicherem Orte zurückziehen, um dort weiterer Verarbeitung des Futters obzuliegen. Diese Einrichtung hat durch ihre Bedeutung tief eingegriffen in den Organismus. So wies noch jüngsthin (1920) E. Michl nach, daß, entsprechend dem Prinzip der funktionellen prospektiven Anpassung Rabls, wonach die Entwicklung eines Organs um so früher erfolgt, je wichtiger dessen Funktion für das fertige Tier ist, bereits bei einem nur 15 mm langen Rinder-Embryo die Vierteilung des Magens vollzogen ist und die beiden ösophagealen Abschnitte: Pansen und Netzmagen sich durch besondere Wanddicke auszeichnen.

Der Darm, für dessen Bau ebenfalls auf die ausgezeichneten Veterinär-Anatomien verwiesen sei, ist ausnahmslos sehr lang — bei einem erwachsenen Hippopotamus fand ich ihn über 50 m, bei Camelus 36 m lang —

was besonders für den Dünndarm gilt, der beim Rind bis 45 m, beim Schwein 16 m erreicht, während das Colon bei ersterem ca. 9 m, bei letzterem 3 m beträgt. Das Colon, das spiralig in der Ebene des Mesenteriums aufgerollt ist, stellt zusammen mit dem Dünndarm die sogenannte Darmscheibe dar, von deren Rande die Schlingen der dünnen Gedärme in Guirlanden herabhängen (I, Fig. 224, S. 295). Auch bei den Suiden sind die Dünndarmschlingen im Halbkreis angeordnet. Das stets einfache Coecum ist bei Suiden verhältnismäßig kurz und fehlt bei Hippopotamus ganz.

Der viellappigen Leber fehlt nur bei Tylopoda, bei der Mehrzahl der Hirsche und individuell bei Giraffen, die Gallenblase.

Mit Ausnahme von Hyemoschus, dem Renntier [Lönnberg] und verschiedenen Antilopen, die einen zwischen Thyreoid und Epiglottis gelegenen medialen Kehlsack besitzen, fehlen dem Larynx Ausstülpungen besonderer Art. Die Trachea gibt wohl meist einen rechten eparteriellen Bronchus ab, der zum Vorderlappen der rechten Lunge zieht. Diese besteht meist aus vier bis fünf Lappen, links aus drei. Nur bei Hippopotamus verteilt sich jede Lunge in einen kleinen vorderen und einen weit größeren hinteren Lappen. Bei Tylopoda findet sich außerdem ein linker bronchialer, eparterieller Bronchus.

Das Herz vieler Ruminantia enthält im Faserring am Ursprung der Aorta ein Paar Verknöcherungen zur Befestigung der rechten und linken kaudalen Semilunarklappe; an Stelle dieses „Herzknochens" tritt bei Suidae Knorpel auf. Der linke primitive Venenstamm ist zu einem kleinen Stamm reduziert. Die Vena azygos fehlt; die Vena hemiazygos mündet direkt oder indirekt in die Vorkammer. Es tritt eine Vena cava posterior auf.

Die Niere ist glatt, ohne Lappenbildung, aber mehrwarzig bei Suidae. Auch die kleinen Ruminantia haben eine glatte, ungefurchte Niere, mit nur einer Warze. Im allgemeinen tritt aber mit Größenzunahme Verteilung in Lappen ein, zuweilen nur oberflächlich, so bei Hippopotamus und bei Bovidae. Zugleich treten mehrfache Warzen auf.

Die Testes liegen stets extraabdominal, inguinal und, mit Ausnahme von Hippopotamus, bei dem sie eine subintegumentale Lage haben, in einem Scrotum. Von accessorischen Geschlechtsdrüsen kommen bei Nonruminantia Glandulae vesiculares, prostaticae, urethrales und Cowperi vor. An dieses Verhalten schließen sich von Ruminantia einerseits die Tylopoda dadurch an, daß ihnen zwar die Glandulae vesiculares fehlen, andererseits aber die Glandulae urethrales zu Prostatae sich fortentwickeln. Letztere fehlen den übrigen Ruminantia, da sie nur Glandulae urethrales haben, sie besitzen aber andererseits Glandulae vesiculares. Glandulae vasis deferentis fehlen allen Artiodactyla [J. Th. Oudemans].

Der lange Penis hat in Ruhe eine S-förmige Biegung; die Präputialöffnung sieht, mit Ausnahme der Tylopoda und von Hippopotamus, nach vorn. Über die Muskulatur von Penis und Praeputium, sowie über das fadenförmige Ende der Eichel s. Bd. I, S. 360 u. 363. Ein Os penis fehlt stets.

Stets ist der Uterus zweihörnig. Bei Ruminantia entwickeln sich ein bis zwei Junge, bei Suidae zahlreiche, bei Hippopotamidae eins. Die Placenta ist stets adeciduat; bei Nonruminantia diffus, desgleichen bei Tylopoda und Tragulidae, während sie sonst bei Ruminantia polykotyledon ist (Cotylophora) (I, Fig. 312).

Diagnose. Die Artiodactyla sind paarzehige Ungulaten, bei denen die Extremitätenachse zwischen den III. und IV. Digitus fällt (paraxon). Auf diesen ruht das Körpergewicht, sie sind daher stärker als die lateralen II und V, die meist reduziert sind, zuweilen bis zu gänzlichem Schwunde. Carpalknochen alternierend (diplarthral). Femur ohne Trochanter tertius; Calcaneus artikuliert mit Fibula oder deren distalem Rest. Talus hat eine proximale und distale Gelenkrolle, er artikuliert durch konvexe Gelenkflächen mit Naviculare und Cuboid fast zu gleichen Teilen. 19 Thorako-Lumbalwirbel. Canalis alisphenoideus fehlt. Ursprünglich $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$. Obere I und obere C haben Neigung zu schwinden, desgleichen P1. Unterer C erhält sich, wird aber meist incisiviform. Backenzähne bunodont (neobunodont) oder selenodont, der letzte untere im Milch- und Ersatzgebiß meist dreilappig gegenüber den übrigen zweilappigen. Magen einfach oder kompliziert, Coecum verschieden, Gallenblase fehlt zuweilen. Zwei oder mehr inguinale, nur ausnahmsweise abdominale Zitzen. Testes skrotal, ausnahmsweise subintegumental. Placenta diffus oder polykotyledon.

Leicht lassen sich die recenten Arten in größere Gruppen vereinigen. Anders wird es, wenn wir die fossilen Formen in den Kreis der Betrachtung ziehen. Scott, ein genauer Kenner derselben, nennt sie „almost the despair of the morphologist. So manifold are the forms, which this puzzling group has assumed and so variously are the characteristics of its minor groups combined, that the confusion seems hopeless". Bei ganz vorwiegender Berücksichtigung der recenten Formen erhalten wir die tabellarische Übersicht der recenten Familien, wie sie S. 538 zum Ausdruck bringt.

(S. Tabelle auf S. 538.)

In der nachfolgenden taxonomischen Behandlung werden die recenten Gruppen jedesmal den Ausgangspunkt bilden. Von dieser Basis breiteren Wissens aus sollen dann die fossilen Abteilungen besprochen werden, die sich enger oder entfernter hieran anschließen lassen. Hierbei werden wir als Ausgangspunkt nehmen die auf S. 529 auseinandergesetzte Dreiteilung der Artiodactyla, wie sie zuerst durch Stehlin begründet und von Abel in seinen „Vorzeitlichen Säugetieren" übernommen wurde. Wir werden aber die eine der 3 Gruppen, die Euartiodactyla Stehlins, von Anfang an in 3 Unterordnungen auflösen und ihnen den gleichen taxonomischen Wert der +Hypoconifera und +Caenotherioidea zuerkennen. Dieses Vorgehen ist zwar ohne große innere Bedeutung, es entspricht aber vielleicht besser der genealogisch frühen Selbständigkeit dieser 3 Unterordnungen. Solchergestalt gelangen wir zu einer Zerlegung der recenten und fossilen Artiodactyla in 5 Unterordnungen. Deren weitere Unterverteilung beruht auf Überlegungen, die bei den verschiedenwertigen Gruppen dargelegt werden sollen. Sie führen uns zu folgender tabellarischer Übersicht der Artiodactyla.

(S. Tabelle auf S. 539.)

Die in vorstehender Tabelle genannten Unterordnungen, Familien und Unterfamilien sollen jetzt eine nähere Besprechung erfahren. Der Übersichtlichkeit wegen soll an dieselbe jedesmal eine kurze Betrachtung an-

Wiederkäuen nicht, Neobunodont. Metapodien III und IV nicht verschmolzen. Orbita hinten verschieden weit offen. Zitzen inguinal oder abdominal. Magen ohne Schlundrinne. Placenta diffus. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm vorhanden.

I. Unterordnung: **Neobunodontia**
(Nonruminantia)
(Suoidea)

- Schnauze breit, ohne Rüsselscheibe. Incisivi und Canini wurzellos. Fuß ruht auf allen 4 Zehen. Magen sehr verlängert, besteht aus drei Abteilungen. Coecum fehlt. — *Hippopotamidae* 1
- Mit Rüsselscheibe. Incisivi mit Wurzeln. Fuß ruht auf Zehe III und IV; II und V zeigen Verkürzung. Magen kurz, mit höchstens zwei Blindsäcken. Coecum vorhanden. — *Suidae* 2

Wiederkäuer; selenodont. Metapodien III und IV zu Kanonenknochen verschmolzen. Orbita mit geschlossenem Knochenring. Zitzen inguinal. Magen mehrkammerig, mit Schlundrinne. Placenta diffus oder polykotyledon. Bulla tympani hohl oder mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm fehlt meist.

II. Unterordnung: **Selenodontia**
(Ruminantia)

- $I^{\frac{1}{3}}$ und C bleibend vorhanden. Unterer C caniniform, von den spatelförmigen I getrennt. Hörner oder Geweihe fehlen. Digitigrad mit Sohlenkissen und Nägeln. Carpal- und Tarsalknochen getrennt. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm vorhanden. Condylus mandibulae rundlich. Arteria vertebralis durchbohrt die Processus transversi der Halswirbel nicht. Placenta diffus. — *Tylopoda* 3
- Alle obere Ifehlen. Untere C incisiviform, an die spatelförmigen I angeschlossen. Meist Hörner oder Geweihe. Unguligrad. Carpal- und Tarsalknochen in verschiedenem Grade verwachsen. Condylus mandibulae quer verlängert. Sagittalkamm fehlt. Processus transversi der Halswirbel durchbohrt. Placenta polykotyledon oder diffus.
  - Weder Hörner noch Geweihe. Digiti II und V verhältnismäßig gut erhalten. Obere C vorhanden. Foramina optica zu einem medianen Loch verschmolzen. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Molaren brachydont. Blättermagen rudimentär. Placenta diffus. — *Tragulidae* 4
  - Fast stets Hörner oder Geweihe. Digiti II und V nur in Resten vorhanden. Foramina optica normal. Bulla tympani hohl. Blättermagen ausgebildet. Placenta polykotyledon.
    Pecora
    (Cotylophora)
    - Männchen mit Geweih; fehlt es, so ist der obere C, der meist gut erhalten ist, lang, säbelförmig. Zwei Tränenlöcher. Phalangen der lateralen Digiti (exkl. *Muntiacus*) erhalten. Gallenblase fehlt meist. M. brachydont. — *Cervidae* 5
    - Gehörn durch Hornscheide und Hornzapfen gebildet. Obere C rudimentär oder fehlend. Ein Tränenloch. Phalangen der lateralen Digiti auf Knötchen reduziert. Gallenblase meist vorhanden. Basicraniale Achse geknickt. — *Bovidae* 6
    - Durch behaarte Haut bedecktes Gehörn. Obere C und laterale Digiti fehlen vollständig. Untere C mit gefurchter Krone. Tränenlöcher schwinden. Gallenblase fehlt meist. M brachydont. Basicraniale Achse nicht geknickt. — *Giraffidae* 7

Synopsis der recenten und fossilen Artiodactyla.

- **Ordnung: Artiodactyla** (Paraxonia)
  - 1. Unterordnung: **+Bunoselenodontia**
    - 1. *+Anthracotheriidae*
    - 2. *+Anoplotheriidae*
  - 2. Unterordnung: **Neobunodontia** (Nonruminantia) Suoidea
    - 3. *Hippopotamidae*
    - 4. *Suidae*
      - 1. Suinae
      - 2. Dicotylinae
  - 3. Unterordnung: **Selenodontia** (Ruminantia)
    - 1. Überfam.: *Tylopoda*
      - 5. *Camelidae*
    - 2. Überfam.: *Traguloidea*
      - 6. *Tragulidae*
      - 7. *+Gelocidae*
    - 3. Überfam.: *Pecora*
      - 8. *Cervidae* (Cervicornia)
        - 1. Moschinae
        - 2. Cervinae
      - 9. *Bovidae* (Cavicornia)
        - 1. Bubalinae
        - 2. Hippotraginae
        - 3. Cephalophinae
        - 4. Oreotraginae
        - 5. Reduncinae
        - 6. Antilopinae
        - 7. Saiginae
        - 8. Tragelaphinae
        - 9. Rupicaprinae
        - 10. Caprinae
        - 11. Antilocaprinae
        - 12. Ovibovinae
        - 13. Bovinae
      - 10. *Giraffidae* (Vellericornia)
        - 1. Giraffinae
        - 2. +Sivatheriinae
      - 11. *+Hypertragulidae*
      - 12. *+Oreodontidae*
        - 1. +Agriochoerinae
        - 2. +Oreodontinae
      - 13. *+Xiphodontidae*
  - 4. Unterordnung: **+Hypoconifera**
    - 14. *+Dichobunidae*
    - 15. *+Elotheriidae*
  - 5. Unterordnung: **+Caenotherioidea**
    - 16. *+Caenotheriidae*

schließen über die wichtigsten paläontologischen Tatsachen, namentlich insofern sie einiges Licht werfen auf die Genealogie. Selbständig sollen kurz die Abteilungen der Artiodactyla behandelt werden, von denen kein Repräsentant in der recenten Fauna angetroffen wird. Für kurze Diagnosen sei auf die Übersicht auf S. 538 verwiesen.

I. Unterordnung: +Bunoselenodontia.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die +Bunoselenodontia bilden einen selbständigen Zweig des Paarhuferstammes, der zuerst im Mitteleocän Süd-Asiens und Nord-Amerikas und etwas später auch in Europa auftrat, im unteren Oligocän Ägyptens durch eine größere Zahl von Formen vertreten war und sich im oberen Oligocän zu einem wichtigen Bestandteil der eurasiatischen Sumpffaunen entwickelte, so daß einzelne Arten der Gattung *+Anthracotherium* geradezu als „Leitfossilien" betrachtet werden können. In Nord-Amerika scheinen die Angehörigen dieser Gruppe, soweit aus den bisher bekannten Säugetier-

faunen ein Schluß gezogen werden darf, keine besondere Rolle gespielt zu haben, doch ist zu berücksichtigen, daß wir aus dieser Zeit überhaupt verhältnismäßig wenige Sumpfformen aus Nord-Amerika kennen. Das Oberoligocän bezeichnet den Höhepunkt der Entwicklung und die Blütezeit des ganzen Stammes; im Miocän Europas, Afrikas und Ostindiens sind die letzten Vertreter der +Bunoselenodontia gefunden worden.

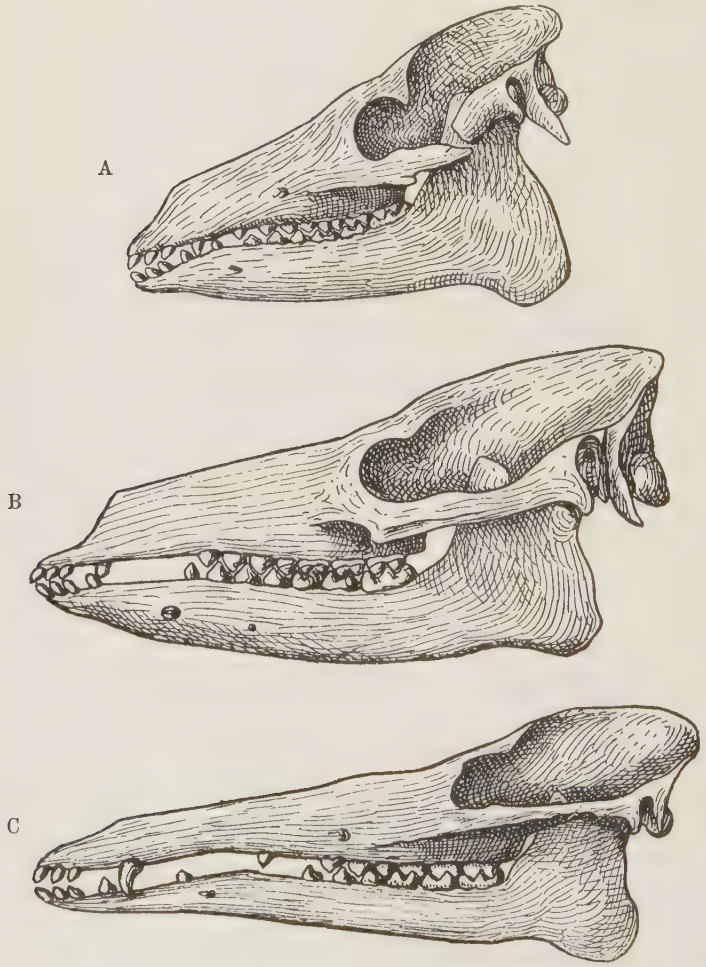


Fig. 362. A Schädel von Brachyodus brachyrhynchus aus dem oberen Oligocän Nord-Amerikas (Brule Clay, oberer Teil). Nach W. B. Scott. B Schädel von Bothriogenys Fraasi aus dem unteren Oligocän (fluvio-marine-Schichten) des Fayûm in Ägypten. Nach M. Schmidt. C Schädel von Ancodus leptorhynchus aus dem Oligocän Frankreichs. Nach H. Filhol. Sämtlich in $^1/_3$ nat. Gr.

Im Gesamthabitus gleichen die +Bunoselenodontier am meisten den Suiden. Der Schädel von +*Anthracotherium*, den wir als den Typus der ganzen Gruppe näher kennzeichnen wollen, fällt durch einen stark verlängerten Schnauzenteil auf, der am Vorderende ein durch Form und

Größe von den eigentlichen Mahlzähnen scharf geschiedenes Schaufel- und Wühlgebiß trägt, das von den Schneidezähnen und den Eckzähnen gebildet wird. Der niedrige Schädel mit Sagittalkamm hat sehr lange Parietalia; das Alisphenoid ist von einem Foramen ovale durchbohrt. Das Tympanicum bildet eine stark aufgeblasene Bulla mit äußerem Gehör-

Fig. 363. Anthracotherium magnum aus den oberoligocänen Ligniten von La Rocnette bei Lausanne. $^1/_4$ nat. Gr. Nach W. Kowalevsky.

gang, der in dem Raum zwischen dem Processus postglenoideus und Pr. posttympanicus liegt. Das Mastoid ist klein. Infolge der Schnauzenverlängerung ist das Jugale und ebenso das Lacrymale gut entwickelt und nach vorne ausgedehnt, der Jochbogen ist jedoch schmal. Die Orbita ist hinten geöffnet. Wenigstens 19 thorakolumbale Wirbel. Processus odontoideus

epistrophei konisch. Ulna und Fibula vollständig, frei. Keine Verschmelzungen im Carpus und Tarsus. Verschiebungen im Carpus unbedeutend. Reduktion der Finger und Zehen asymmetrisch, etwas an Tapire erinnernd. Kiele auf den Gelenkrollen der Metapodien nicht ausgebildet.

Die + Bunoselenodontier sind in zwei Stämme gespalten: die + Anthracotheriidae und die + Anoplotheriidae.

I. + **Anthracotheriidae.** — Das Gebiß dieser Gattungen ist vollständig. Die oberen Molaren tragen vier Haupthöcker und einen vorderen Zwischenhöcker (Protoconulus), die unteren Molaren sind gleichfalls vierhöckerig, doch sind nur die beiden inneren kegelförmig ausgebildet, während die beiden äußeren ± Mondsichelform aufweisen. Im Oberkiefer von + Anthracotherium sind die drei vorderen P einspitzig, der P 4 zweispitzig (ein Außen- und ein Innenhöcker). Im Unterkiefer sind alle vier P einspitzig. Beide Gliedmaßen waren vierzehig, die beiden Hauptzehen (III. und IV.) viel stärker als V. und II.

Im Mitteleocän Nord-Amerikas treten folgende Gattungen auf:

+ *Lophiohyus* Sinclair (Bridger Beds). Der Schädel ist lang und niedrig, mit hoher Sagittalcrista. Oberer C stärker entwickelt als die I. Alle P sehr einfach, kegelförmig. Daran schließen sich

+ *Ithygrammodon* Sinclair (Bridger Beds) und + *Helohyus* Marsh (Bridger Beds). Von der letzteren sind mehrere Arten unterschieden worden.

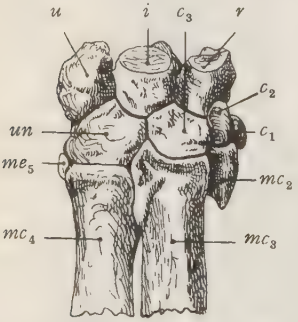


Fig. 364. Handwurzel von Anoplotherium commune. *u* Ulnare; *i* Intermedium; *r* Radiale; *un* Unciforme; c_1, c_2, c_3 Carpale I, II; mc_{2-5} Metacarpale II—V. Nach Kowalevsky.

Im Obereocän Europas (Frankreich und England) erscheint + *Choeropotamus* Cuvier (+ Ch. parisiensis Blainville). Im Eocän von Burma treten die ersten Arten von + *Anthracotherium* Cuv. auf, das von dieser Zeit an immer mehr an Ausbreitung gewinnt und im oberen Oligocän Europas (Aquitanien) durch Riesenformen (+ A. magnum Cuvier) vertreten ist. Sehr große Formen, die dieser Gattung zugewiesen worden sind, erscheinen auch im Oberoligocän und Untermiocän Ostasiens. Daneben haben jedoch auch kleinere Formen gelebt, die im Oligocän Europas, Südasiens (Burma) und Nord-Amerikas gefunden worden sind. Die Systematik der europäischen Anthracotherien ist noch nicht vollständig geklärt. Eine zweite, ebenfalls fast Nashorngröße erreichende europäische Oligocänart ist + A. bumbachense Stehlin (Mitteloligocän).

Der Gattung + Anthracotherium steht die Gattung + *Brachyodus* Gervais nahe, die zuerst im Unteroligocän Frankreichs auftritt, im Oligocän Ägyptens gefunden worden ist und sich hier wie auch in Europa und in Ostindien bis in das Untermiocän erhalten hat. Auch von dieser Gattung sind zahlreiche Arten unterschieden worden. In die nähere Verwandtschaft dieser Gattung gehören: + *Merycops*, + *Hyoboops*, + *Telmatodon*, + *Gonotelma* usw., alle aus dem Untermiocän der Bugtihills (Belutschistan).

Im Oligocän von Ronzon (Frankreich) ist die Gattung + *Ancodus* Pom. häufig, die auch in Nord-Amerika gefunden worden ist. Die Schnauze von A. ist meist sehr lang (Fig. 362 C).

+ *Rhagatherium* Pict. aus den eocänen Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz wird zu den + Anthracotheriiden gestellt, ohne daß bis jetzt seine verwandtschaftlichen Beziehungen befriedigend aufgeklärt worden wären.

II. **+ Anoplotheriidae.** — Die zweite Familie der + Bunoselenodontia, die nach dem schon von Cuvier beschriebenen + *Anoplotherium* aus den Gipsen des Montmartre in Paris (Obereocän), von der Größe eines Tapirs, seinen Namen erhalten hat, ist gleichfalls auf das Tertiär beschränkt, hat aber eine weit geringere Verbreitung erreicht; sie ist nur aus dem Eocän und Oligocän Europas bekannt.

Die Zahnreihe ist bei + Anoplotherium lückenlos und die Zähne schließen dicht aneinander. Der Eckzahn ist sowohl im Oberkiefer als auch im Unterkiefer klein und schließt sich in Form und Größe den Schneidezähnen an; dagegen ist der vorderste Prämolar stark vergrößert. Die oberen M besitzen eine W-förmige Außenwand, und nur der Protocon ist noch als kegelförmiger Höcker ausgebildet, während alle übrigen Kronenhöcker eine V-Form angenommen haben, so daß sie sich dem „selenodonten" Molarentypus nähern. Ein Zwischenhöcker ist nur in der Vorderhälfte der Molaren ausgebildet. Außerordentlich merkwürdig sind die Gliedmaßen gebaut. Während wir unter den „Paarhufern" nur bei den Schweinen mitunter dreizehigen Hinterfüßen begegnen, sind diese bei + Anoplotherium regelmäßig dreizehig, und zwar sind die Zehen stark gespreizt. Die gleichen Verhältnisse zeigen auch die Vorder- und Hinterfüße der nahe verwandten Gattung + Diplobune, die gleichfalls dreizehig sind, also der bei den Huftieren herrschenden Regel entsprechen, daß Hand und Fuß immer nach demselben Typus gebaut zu sein pflegen. Von dieser Regel macht aber + Anoplotherium eine Ausnahme, da die Hand bei dieser Gattung nicht, wie der Hinterfuß, dreizehig, sondern nur zweizehig war. Indessen läßt sich aus der auffallend starken Ausbildung des Rudimentes des zweiten Metacarpale von + Anoplotherium commune Cuvier (Fig. 364) zeigen, daß dieser zweizehige Zustand nur eine Spezialisationsstufe sein kann, die auf eine dreifingerige Vorstufe vom Typus + Diplobune Gervais (Fig. 366) gefolgt ist. Vom fünften Metacarpale ist in der Hand von + Anoplotherium nur ein sehr kleines Rudiment erhalten geblieben. Der Schwanz von + Anoplotherium ist auffallend lang und sehr kräftig entwickelt gewesen, was Schlosser zu der Ansicht führte, daß die Tiere Wasserbewohner waren, die beim Schwimmen ihren Schwanz als Ruderorgan benutzten und dabei von den Ruderschlägen der stark gespreizten und vielleicht mit Schwimmhäuten verbundenen Finger und Zehen unterstützt wurden. Jedenfalls konnten sich die + Anoplotheriiden kaum mit der gleichen Leichtigkeit und Raschheit auf festem Boden bewegen wie ein normaler Paarhufer oder Unpaarhufer. Die eigenartige Form der Anpassung bzw. der Reduktion der Seitenfinger und Seitenzehen hat schon Kowalevsky eingehend geschildert und sie als ein Beispiel einer „inadaptiven Reduktion" bezeichnet; Abel hat

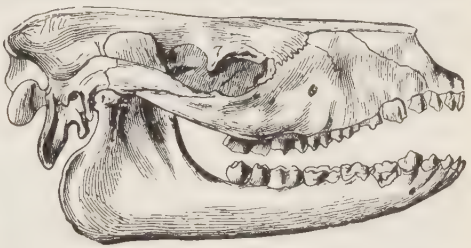


Fig. 365. Schädel von Anoplotherium commune aus den obereocänen Gipsen des Montmartre in Paris. $^1/_6$ nat. Gr. Nach de Blainville.

diese Art der Zehenreduktion, die ja gewiß auch als eine Anpassung, das ist als eine Reaktion auf Umweltsreize anzusprechen ist, als Beispiel eines „verfehlten Anpassungsweges“ beschrieben.

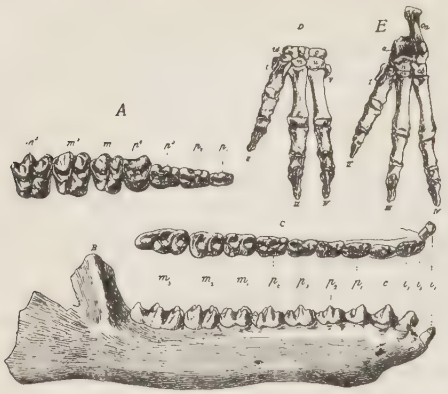


Fig. 366. Diplobune Quercyi aus den Bohnerzen von Eselsberg bei Ulm. A Obere Backenzähne; B, C Unterkiefer und Unterkieferzähne; D Hand; E Fuß. $^1/_3$ nat. Gr. Nach K. A. von Zittel und M. Schlosser.

+Anoplotherium ist bisher nur in den Pariser Gipsen gefunden worden; die verwandte Gattung +*Diplobune* Rütimeyer, die vom Eocän bis zum Oligocän bekannt ist, wurde in den oligocänen Bohnerzen bei Ulm und Pappenheim in Deutschland und in den Phosphoriten des Quercy in Frankreich entdeckt.

In dieselbe Familie ist wohl auch die Gattung +*Mixtotherium* Filh. zu stellen; M. cuspidatum war eine kleine Form, deren Größe etwa der eines Fuchses gleichkam. Der Unterkiefer war sehr hoch und erinnert durch seine Form an die Unterkieferform eines Brüllaffen. Der Jochbogen war hoch und stand weit nach außen hin ab, so daß auf eine starke Muskulatur der Schläfen- und Kieferregion geschlossen werden darf. Ein wichtiger Unterschied von +Anoplotherium besteht jedoch darin, daß die Eckzähne von +Mixtotherium nicht incisiviform, sondern normal entwickelt sind, d. h. die angrenzenden Zähne an Stärke überragen. Da +Diplobune in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung einnimmt, so werden wir einstweilen +Mixtotherium bei den +Anoplotheriiden belassen dürfen. Ein vereinzelter Molar einer der Gattung +Mixtotherium nahestehenden Form aus dem Unteroligocän Ägyptens würde dafür sprechen, daß +Mixtotherium nicht nur auf die eocänen Bohnerze der Schweiz und die Phosphorite Frankreichs beschränkt war.

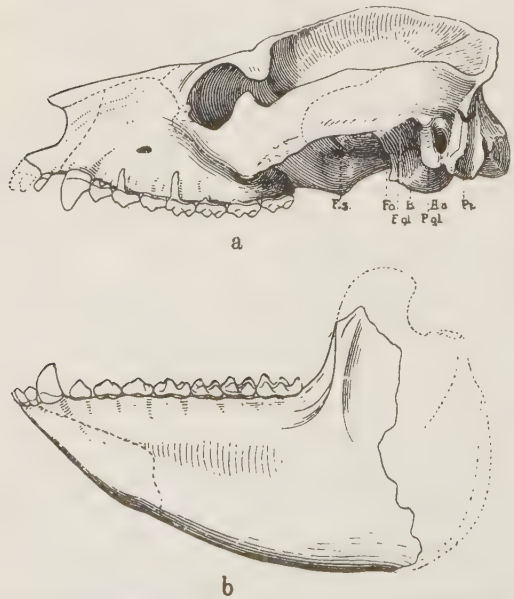


Fig. 367. a Schädel, b Unterkiefer zweier verschiedener Individuen von Mixtotherium cuspidatum aus den Phosphoriten des Quercy. $^1/_2$ nat. Gr. Nach G. H. Stehlin.

II. Unterordnung: Neobunodontia.

(Nonruminantia; Suoidea.)

Meist plumpe, kurzbeinige Tiere, von deren Hautdecke bekannt ist, daß sie Neigung hat zu besonderer Entwicklung des Panniculus adiposus, der eine Speckschicht bildet. Der Hauptsache nach ist sie mit Borsten bekleidet, die äußerst spärlich werden können. Hörner oder Geweihe fehlen durchaus, auch scheinen konglobierte Hautdrüsen am Kopfe zu fehlen. Zitzen inguinal oder abdominal. Am gestreckten Schädel ist die Orbita nach hinten offen; ein Foramen ovale im Alisphenoid; knöcherner Gaumen lang; Tympanicum verwächst früh mit Squamosum und bildet einen langen Meatus auditivus externus, der eingezwängt liegt zwischen Processus postglenoideus und posttympanicus. Die Halswirbel sind nicht oder kaum (Hippopotamus) opisthocöl; der Epistropheus hat einen konischen Processus odontoideus. An den kurzen, vierfingerigen Extremitäten sind Ulna und Fibula vollständig, Metacarpi und Metatarsi frei, ein Kanonenbein kommt nicht zur Ausbildung. Canini stets vorhanden, desgleichen wenigstens ein, meist drei obere Incisivi. Backenzähne nach bunodontem (neobunodontem Stehlin) Typus gebaut. Magen in verschiedenem Grade mit kompliziertem Bau, stets ohne Schlundrinne und ohne Fähigkeit des „Wiederkäuens". Coecum mittelgroß, einfach oder fehlend. Placenta diffus.

Diese Abteilung, früher auch als Artiodactyla pachydermata bekannt, erhielt von Kowalewsky den Namen Bunodontia gegenüber den Selenodontia genannten selenodonten Artiodactyla: eine Terminologie, die auch Schlosser noch in Anwendung bringt. Wir sahen oben (S. 529), daß Stehlin auf verschiedene Gründe hin diese Bunodontie der Suoidea eine Neobunodontie nannte. Ein deskriptiver Terminus, welcher nach ihm auch auf die Zahngebilde der Proboscidea anwendbar ist und ihm später (1910) Anlaß gab, ihn zum taxonomischen Begriff der Neobunodontia zu erheben. Unter obwaltenden Umständen ist aber auch noch der alte Name Nonruminantia zu gebrauchen, um so mehr als es auch um andere Unterschiede als nur das Gebiß geht.

1. Familie: Hippopotamidae.

Die Flußpferde sind amphibiotisch lebende, gut schwimmende und tauchende Tiere, deren plumper Rumpf auf kurzen Extremitäten ruht, indem die 4 Zehen sich spreizen und eine umfangreiche Sohlenfläche darstellen. Infolge der Lebensweise, die letzteres heischte und keinen Wert legte auf schnelle Fortbewegung, ist hier, einzig unter Artiodactyla, Reduktion von Hand und Fuß nur insofern angedeutet, als die Seitenzehen 2 und 5 kürzer sind als die übrigen, aber noch voll funktionieren, nicht verschmächtigt sind und voll mit ihren Carpal- resp. Tarsalstücken artikulieren. Auch sind die Zehen nur erst wenig aufgerichtet. Daß der 3. Finger der Hand durch Prävalenz an Mesaxonie erinnert, wurde auf S. 524 hervorgehoben. Bau von Tarsus und Carpus zeigt unser Schema auf S. 525; ein Centrale fehlt; die distale Gelenkfläche des Talus zeigt zwei fast gleich große Facetten für Naviculare und Cuboid. Wahrscheinlich stand dieser primitive Fußbau nach Stehlin dem der eocänen Nonruminantia (Neobunodontia) sehr nahe. Die in der Jugend hellfleischrote, später schiefergraue Haut trägt dicke Borsten dicht nebeneinander auf Ober- und Unterlippe, auf den beweglichen Ohren, spärlicher auf der dorsalen Fläche des Kopfes und Rückens bis zur Schwanzspitze (S. 518). Vielfach sind die Borsten gespalten und machen

dadurch den Eindruck von Haarbündeln. Beim jungen Tier erscheinen an ihrer Statt lanugoartige, dichtere Haare, die sich am Kopfe bis zu 5 gruppieren können, sonst vereinzelt stehen. Neben ihnen münden selbständig tubulöse Drüsen aus, die ein bedeutendes Ausmaß erreichen, ein fadenziehendes, schleimiges Sekret liefern, dem normal ein weinroter Farbstoff beigemengt ist, von eigener Art, der mit Blutfarbstoff nichts zu schaffen hat, dem Tier aber zu der Sage verhalf, daß es Blut schwitze.

Am Kopf fällt der gewaltige Schnauzenteil auf, sowie das Fehlen von pneumatischen Höhlen. Übrigens ist der Schädel langgestreckt, hat eine Sagittalcrista, eine kleine Bulla auditiva, teilweise mit Knochenblättchen angefüllt (s. bei Suidae), lange Processus paroccipitales und den Beginn einer hinteren Orbitalwand, gebildet durch den Processus postorbitalis des Frontale, wodurch die Orbitae mit ihrem vorspringenden Rande fast röhrenförmig erscheinen. Die rinnenartige Fortsetzung des Foramen supraorbitale der Suidae und Ruminantia fehlt, auch ist der faciale Teil des Lacrymale am Orbitalrand eingeschnürt (I, Fig. 55 u. 56).

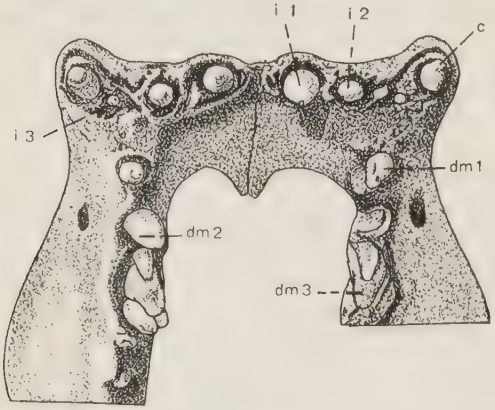


Fig. 368. Vorderende des Unterkiefers eines neugeborenen Hippopotamus amphibius mit Milchgebiß. $I_{1, 2, 3}$, C und die Milchmolaren $dm\ 1$—3. Nat. Gr. Nach S. H. Reynolds.

Die Zahl der thorakalen Wirbel beträgt 15, der lumbalen 4, der sakralen 6, die der Schwanzwirbel 12—13. Entsprechend den wurzellosen, großen Incisivi und Canini sind die Knochenteile, in denen sie wurzeln, angeschwollen. Ursprünglich hatte das Gebiß $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$, wie dies bei den pliocänen Arten Indiens der Fall war, deren 6 Incisivi Anlaß gab, sie *Hexaprotodon* zu nennen. Bei den afrikanischen und europäischen Arten ging dieser hexaprotodonte Zustand in den tetraprotodonten über mit $\frac{2}{2}$ I. Im Milchgebiß treten aber noch 3 I unten und oben auf. Es lehrt, daß der verloren gehende I der dritte ist. Individuell und mit zunehmendem Alter reduziert sich bei dem Zwerg-Hippopotamus von Liberia die Zahl der unteren I auf einen jederseits. Die unteren nach vorn gerichteten I und die Canini, namentlich die unteren, sind wurzellos und wachsen beständig. Durch Einfaltung der Außenhöcker auf den oberen, der Innenhöcker auf den unteren Backenzähnen von P_3 an erhalten dieselben durch Abnutzung eine Kleeblattform. Die Längsachse des ungeheuren Magens ist längsgerichtet und besteht aus drei Abteilungen; die Leber ist in der Quere verlängert, aber sehr einfach gebaut; am Darmkanal, der zwischen 50 und 60 m lang ist, fehlt ein Coecum; die Niere ist gelappt.

Taxonomie.

Die Familie und ihre Merkmale sind vertreten in dem einzigen recenten Genus Hippopotamus L., es sei denn, daß man *H. liberiensis* Mort. von

West-Afrika (Liberia) den Rang eines eigenen Genus Choeropsis Leidy zuerkennen will, das auch aus dem Plistocän von Madagaskar und aus Höhlen auf Cypern, Kreta und Malta bekannt ist. Die genannte Zwergform ist durch den Wegfall der unteren äußeren I sehr spezialisiert, in anderen Punkten ist sie generalisierter als *H. amphibius* L. mit $I\frac{2}{2}$; so in dem Gehirnteil des Schädels, der verhältnismäßig viel stärker über den Gesichtsteil überwiegt, womit gleichzeitig die Frontalia erheblich verlängert sind und die Orbitae mehr in der Mitte liegen als bei H. amphibius. Bei diesem grenzt auch das Lacrymale an das Nasale, bei H. liberiensis trennt beide das Frontale. *H. amphibius* L. ist nach neuerer Auffassung (G. S. Miller 1910) auf das östliche und nord-östliche Afrika beschränkt; *H. constrictus* Miller auf Angola; *H. australis* Duvern. auf das Kapland. Namentlich letztere Art ist nahezu ausgerottet.

Vorgeschichte der Hippopotamidae.

Wie die fossilen Formen sich in ebengenannten Punkten verhalten, haben F. Major und letzthin v. Stromer dargelegt. Es erhellt daraus, daß dieselben vom Unterpliocän ab, dem ersten Zeitpunkt ihres bisher bekannten Auftretens, sich sämtlich dem Genus *Hippopotamus* in weiterer Fassung unterordnen lassen. Am besten bekannt sind Arten aus dem Unterpliocän Vorderindiens (Siwaliks), so +H. (Hexaprotodon) sivalensis Falc. et Cautl., +iravaddicus Falc. et Cautl., mehrere etwas jüngere (von Nerbada), wie H. (Tetraprotodon) palaeindicus Falc. et Cautl., die in +H. sinajavanicus Dubois einen Verwandten im Plistocän Javas und Sumatras hatten, aber bald erloschen.

Auch in Afrika treten sie zuerst im Mittelpliocän von Ägypten und Algier auf in +H. hipponensis Gaudry, von dem aber Stromer es zweifelhaft erachtet, ob die recenten Arten von ihm abstammen. Das gilt auch für andere afrikanische Reste.

Zoogeographisch bedeutsam ist das Auftreten von Hippopotamus-Arten im Pliocän oder Quartär von Madagaskar. Ihr Bau ist derart, daß F. Major zum Schluß kam, daß Hippopotami aus Asien in Afrika einwanderten zur Zeit, als sie noch die Charaktere der Siwalik-Arten trugen. Darauf nach Madagaskar vordrangen, hier diese Charaktere behielten und im Plistocän ausstarben, in Afrika aber sich weiter spezialisierten zu den heutigen Formen, den einzigen Überbleibseln eines ehemals weit verbreiteten Stammes. Er hatte doch auch einen vorübergehenden Wohnort in Europa, wie plio- und plistocäne Funde aus Italien, Spanien bis Westdeutschland, Holland und England beweisen, von denen z. B. der altdiluviale +H. major Cuv. sich nach v. Stromer nur durch seine gewaltige Größe von H. amphibius unterschied.

Die präpliocäne Geschichte dieses Stammes ist zur Zeit eine unsichere. Als vermutlichen Vorfahren bezeichnet Stehlin den westeuropäischen obereocänen +*Choeromorus* Pict., eine Ansicht, die Osborn teilt. Schlosser sieht aber in diesem ungenügend bekannten Tier den Stammvater der echten Schweine.

2. Familie: Suidae.

Im allgemeinen mittelgroße Tiere mit beweglichem, kurzem Rüssel, dessen scheibenförmiges Vorderende (Rüsselscheibe) die endständigen Nasenlöcher trägt und durch eine Knorpeleinlage gestützt wird, die meist zum Rüsselknochen (Os nasi; I, S. 89) verknöchert. Das wenig dichte, häufig

dünne Haarkleid besteht hauptsächlich aus Borsten, die überall oder wenigstens an einzelnen Körperstellen [de Meijere] in alternierenden Gruppen von dreien stehen, zwischen denen zerstreut kleinere Haare sich finden. Beide haben alveoläre Drüsen; tubulöse kommen nur an den Borsten vor. Von gehäuften Hautdrüsen wurden die Carpaldrüsen, der präputiale Nabelbeutel der Schweine (I, Fig. 278), die Rückendrüse von Dicotyles, bereits früher genannt.

Der Schädel ist auffällig charakterisiert durch seine Keilform. Dieselbe bildet sich während der individuellen Entwicklung allmählich aus zunächst im Gesichtsteil, woselbst sie erhöht wird durch Verlängerung der Schnauze, die ihr Maximum bei Sus barbatus und namentlich bei S. longirostris erreicht. Weiterhin erstreckt sich die Keilform auch auf den Hirnschädel durch Pneumatisierung der Frontalia, Parietalia und Supraoccipitalia. Stets ist die Orbita nach hinten ganz offen, obwohl das Frontale einen kurzen Processus postorbitalis hat. Charakteristisch ist die Rinne, die sich an das Foramen supraorbitale anschließt. Das Lacrymale ist taxonomisch wichtig, namentlich für das Rassenstudium. Auffallend ist es bei Dicotyles in seinem facialen Teil verkümmert, so daß Frontale und Jugale einander am Orbitalrand begegnen, auch fehlen die Foramina lacrymalia, die sonst meist in der Zweizahl auftreten (Fig. 348). Sie münden am Orbitalrande, von wo aus das Lacrymale so weit auf das Gesicht sich ausdehnt, daß zuweilen das Frontale außer Kontakt kommt mit dem Maxillare. Das gilt auch für das Intermaxillare. Die Verlängerung der Schnauze fällt doch in Hauptsache dem Maxillare zu. Dieser Knochen ist an der Alveole des Caninus angeschwollen, namentlich beim Männchen, bei dem der C zu einem dauernd wachsenden großen Hauer ausgebildet ist. Der lange, schmale harte Gaumen endet hinter dem letzten Molar und spielt hier, zusammen mit den Pterygoidea, eine wichtige Rolle für die Artkenntnis. Die Bulla tympanica ist nur bei Dicotyles niedrig, bei allen übrigen bildet sie eine mehr oder weniger birnförmige, seitlich zusammengedrückte, stark vorragende Blase, die mit Knochenblättchen dichtzellig angefüllt ist. An ihrer Bildung beteiligte sich das Tympanicum und ein Entotympanicum. Ersteres beteiligt sich auch an dem langen zylindrischen, stark aufwärts verlaufenden äußeren Gehörgang, der aber ein Meatus auditivus externus spurius ist, insofern als er teilweise vervollständigt wird durch das Squamosum, das mit dem tympanalen Teil vollständig verschmilzt, aber erst komplett wird durch den Proc. posttympanicus des Squamosum und den Proc. zygomaticus, die beide verwachsen. Da endlich Exoccipitale und Squamosum sich vereinigen, wird das kleine Mastoid von der Außenfläche des Schädels ausgeschlossen.

Die Wirbelsäule hat meist 14 thorakale, 5—6 lumbale, 4—5 sakrale und 7—24 Schwanzwirbel.

Von den oben (S. 524) bereits angedeuteten Umformungen der meist schlanken Extremitäten sei hier noch hervorgehoben, daß in Hand und Fuß Zehe II und V weit kürzer sind als die III. und IV. und kaum mehr funktionieren, da sie gewöhnlich den Boden nicht mehr berühren. Sie sind denn auch auf dem Tarsus nach hinten verschoben. Bei Dicotyles schritt die Reduktion im Fuß weiter vor, indem Metatarsale III und IV proximal zu einem Kanonenknochen verschmolzen sind, während Zehe V bis auf ein kurzes Stück des Metatarsale geschwunden und bei Dicotyles torquatus mit Metatarsale IV verwachsen ist.

Die Weichteile kamen oben bereits zur Sprache. Coecum stets vorhanden. Abweichend von den übrigen Ungulata kann die Zahl der Jungen beim Wildschwein bis auf 4—6 und beim domestizierten noch höher steigen. Dementsprechend hat letzteres 8—10, ausnahmsweise 18 Mammae, deren Zahl bei Dicotyles nur zwei beträgt. Das typische Gebiß (Fig. 355) beträgt bei Sus $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$, kann aber mit Ausnahme der Canini in allen Teilen Reduktion erleiden, wie weiter unten erhellen wird.

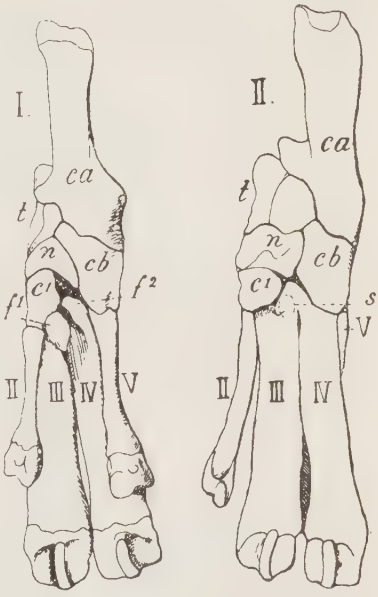


Fig. 369. Tarsus und Metatarsus von hinten. I von Sus scrofa. II von Dicotyles. Nach Leuthardt. *ca* Calcaneus; *t* Talus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; c^1 Entocuneiforme; f^1 Fortsatz des Metatarsale III; f^2 des Metatarsale IV; *s* Sesamknochen.

Taxonomie.

1. Unterfamilie: **Suinae**. Facialer Teil des Lacrymale ausgedehnt; V. Zehe vollständig, alle Metatarsalia frei. Rückendrüse fehlt; wenigstens vier Zitzen, Magen mit einfachem Blindsack. Bei recenten Formen sind die oberen Molaren nach hinten in zunehmendem Maße länger als breit, was bei den Vorfahren mit deren geologischem Alter mehr zurücktritt (Fig. 370). Die Prämolaren werden nicht molariform. Beim Männchen sind die oberen Canini nach außen und aufwärts gebogen, die unteren sind dreiseitig im Querschnitt.

Sie sind auf die Alte Welt beschränkt und fehlen hier nur in Australien, Neu-Seeland und auf kleineren Inseln, wobei wir absehen von der Verbreitung durch Menschenhand. Daß trotzdem manche Insel von ihnen bewohnt wird, erklärt sich aus ihrer Fähigkeit, weite Strecken schwimmend zurückzulegen.

Man kann fünf recente Genera unterscheiden. Von diesen ist Sus L. das im allgemeinen primitivste, mit engem Anschluß an die Vorfahren. Im Gebiß $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$ wird P1 nur einmal angelegt; er bricht gleichzeitig mit M1 durch [Nehring] und hat Neigung auszufallen; die Spezialisierung der Molaren geschieht durch fortgesetzte tiefere Kerbung der Haupthügel. Von den Incisivi spielen $\frac{I_1}{I_1\,I_2}$ die Hauptrolle, $\frac{I_2\,I_3}{I_3}$ nehmen nach außen schnell ab, I3 kann schließlich selbst in Wegfall kommen. Die langen unteren I stehen horizontal und konvergieren. Haarkleid borstig, namentlich auf Kopf- und Dorsalseite des Rumpfes lang. Occipitalgegend des Schädels hoch aufgerichtet, nach hinten steil abfallend.

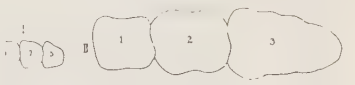


Fig. 370. Umriß der linken oberen Molaren. I von +Cebochoerus minor, II von Sus scrofa, woraus die Zunahme der Länge im Verhältnis zur Breite hervorgeht. Nach Stehlin. 1/2 nat. Gr.

Es ist ein Genus, das ausgezeichnet ist durch die außerordentliche Variabilität seiner Vertreter und deren Neigung zur Bildung lokaler Rasse,

was sich namentlich ausspricht im Kranz von Inseln längs dem südöstlichen Teil des asiatischen Kontinents, die überreich sind an Suiden. Die Ansichten über deren Artberechtigung gehen denn auch weit auseinander. Unser beschränkter Raum legt uns diesbezüglich Beschränkung auf. Wir folgen den Untersuchungen von Rütimeyer, Nathusius, Nehring, F. Major, Stehlin u. z. A. und unterscheiden 3 Gruppen. Zunächst nach der Form der Gesichtsfläche des Lacrymale. Wenn wir mit Pira die Höhe des Lacrymale am Orbitalrande als Einheit (=1) annehmen, so ist die Länge des unteren Randes des Knochens, d. h. der Tränenbeinindex

1. bei der scrofa-Gruppe auffällig größer als die Einheit;
2. bei der vittatus-Gruppe kleiner oder höchstens gleich der Einheit;
3. bei der verrucosus-Gruppe wechselnd, mitunter größer, mitunter kleiner als die Einheit.

Als zweites, ergänzendes Diagnosticum hat zu gelten die Form des Querschnittes des stets dreieckigen männlichen unteren Eckzahnes, die gleichzeitig ein kurzer Ausdruck ist für andere Unterschiede im Gebiß und Schädel. Danach lassen sich zwei Gruppen unterscheiden (Fig. 371). In der einen ist die schmelzlose Hinterseite des unteren C schräg gestellt und breiter als die Außenseite. Hierzu gehört *Sus scrofa* und *S. vittatus*. In der zweiten (S. verrucosus) ist die schmelzlose Hinterseite weit schmäler als die Außenseite und quer zur Längsachse des Schädels gestellt. In der scrofa-vittatus-Gruppe tragen ferner die Jungen, die „Frischlinge", ein gestreiftes Jugendkleid und ist die Gesichtshaut ohne Warzen, während in der verrucosus-Gruppe ein Jugendkleid nur schwach angedeutet ist, wohl aber das Gesicht Warzen trägt. Die Struktur der Molaren versagt zur scharfen Trennung der Gruppen. Von diesen ist *S. scrofa* L., das Wildschwein, ein kontinentales Tier, das über den Westen der Alten Welt: Europa, das mediterrane Afrika, in Asien bis Tibet und bis zum Amur verbreitet ist. 16—18 Wochen nach der Brunstzeit, vom November bis Februar, wirft das Weibchen 4—6 Frischlinge, die hell-, dunkelbraun und weiß längsgestreift und gefleckt sind. Im 6. Monat tritt das definitive Kleid auf, welches das dichteste unter Suiden ist. Es besteht aus dichtem wolligen Haar, überdeckt durch ein borstiges, im Nacken längeres Haarkleid, von brauner oder grau-schwarzer Farbe. Von lokalen Rassen sei *S. scrofa meridionalis* Major von Sardinien genannt mit obsoletem hintersten Kamm auf M^3.

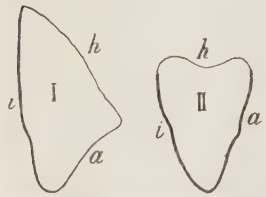


Fig. 371. Querschnitt durch den männlichen unteren Eckzahn I von Sus scrofa, II von Sus verrucosus. Nach Stehlin. *a* Außen-, *h* Hinter-, *i* Innenfacette. Schmelzbelag durch dickeren Contour angegeben.

Nahe verwandt ist *S. cristatus* Wagn. von Vorder- und Hinter-Indien bis Ceylon und der Malaiischen Halbinsel; entlehnt seinen Namen der stärkeren Ausbildung der Nackenborsten.

Der Scrofa-Typus tritt somit auf dem eurasiatischen Kontinent auf. Ferner erscheint er unvermittelt als *S. papuensis* Less. et Garn. und *S. niger* Finsch in Neu-Guinea. Daß diese aber verwilderte Hausschweine seien, eine Ansicht, die von Rütimeyer bis Stehlin wiederholt ausgesprochen ist, ist auch zoogeographisch annehmlich. Typus der zweiten Gruppe ist *S. vittatus* Müll. u. Schleg. mit einem von der Wange zum Halse verlaufenden weißen Binde, kürzerem, höherem Schädel und den obengenannten

Merkmalen. Bewohnt die Inselkette von den Andamanen bis Timor in zahlreichen, nach den Inseln benannten lokalen Rassen und ist in Japan durch *S. leucomystax* Temm. vertreten.

Zweifelsohne lieferte der Scrofa-vittatus-Typus die Hausschweine, die jetzt über die ganze Erde verbreitet sind. Nathusius unterschied zuerst eine „europaeus"-Reihe von einer „indicus"-Reihe. Erstere führen wir auf S. scrofa, letztere auf S. vittatus zurück. Von altersher hat dann Vermischung beider domestizierter Formen stattgehabt, namentlich durch Einführung von Nachkommen von *S. vittatus* nach Süd-Europa.

Repräsentant der dritten Gruppe ist *S. verrucosus* Müll. u. Schl. Die schmelzlose Hinterseite des unteren C ist weit schmäler als die Außenseite und quer zur Längsachse des Schädels gestellt (Fig. 371). Der Schädel ist langgestreckt; die Molaren bieten primitiveres Verhalten. Die Gesichtshaut hat Neigung warzenartige Verdickungen zu bilden, denen eine Rauhigkeit auf den Nasalia entspricht; der Jochbogen springt stärker vor und ist einigermaßen angeschwollen. Diese Inselform, die nur durch wilde, nicht auch durch domestizierte Tiere vertreten ist, lebt in Sumatra, Java, Borneo, Celebes, den Molukken und Philippinen in zahlreichen lokalen Formen. Von diesen bilden *S. celebensis* Müll. u. Schl., mehr noch *S. minutus* Heude von den Philippinen Zwergformen, gegenüber den Riesen *S. barbatus* Müll. von Borneo mit insularen Varietäten von Sumatra, den Palawan- und Calamianes-Inseln. F. Major hält den Verrucosus-Typus für den primären und den paläarktischen Scrofa-Typus für den abgeleiteten, da der Eckzahn der ersteren mehr den ursprünglichen Typus bewahrt und diesbezüglich geringere geschlechtliche Differenzierung eingetreten sei, als bei der Scrofa-vittatus-Gruppe mit stärker differenziertem männlichen Eckzahn. Stehlin meint aber nachweisen zu können, daß diese geschlechtliche Differenzierung bereits bei †Palaeochoerus im Oligocän auftrat, und zwar, was den Querschnitt des C anlangt, ganz im Sinne von S. scrofa. Ferner, daß der Verrucosus-Typus in Europa erst im oberen Pliocän mit †*Sus strozzii* erscheine, während der Scrofa-Typus hier weit älter sei.

Zweifelhaft ist die Stellung von Porcula Hodgs. aus der Waldregion von Bhutan, Nepal bis Assam. Sie unterscheidet sich von Sus L. durch nur 3 Paar Zitzen, sehr kurzen Schwanz. Die einzige Art *P. salvania* Hodgs., nur von Hasengröße, schließt sich übrigens so eng an Sus an, daß sie vielleicht nur als eine Zwergform derselben zu betrachten ist [Garson]. Solange aber nicht nachgewiesen ist, daß hier ein verkümmerter Zweig von Sus vorliegt, steht die Möglichkeit offen, daß es ein alter Zweig ist, der selbständig die Hauptcharaktere des recenten Genus Sus erlangte. Letztere Annahme ist um so wahrscheinlicher, als in †*Sus punyabensis* Lydek. und †*Sanitherium Schlagintweiti* H. v. M. auch fossile Zwergformen vorliegen, die aber nach Stehlin zweifelhafter Art sind.

Potamochoerus Gray verrät deutliche Anklänge an die Verrucosus-Gruppe und unterscheidet sich von Sus L. hauptsächlich nur durch die beim Männchen starke Ausbildung des Jochbogens, sowie durch eine starke Exostose an der Alveole des oberen C, wie sie auch bei anderen Suiden schwach angedeutet sein kann, sowie durch eine andere an der intermaxillo-maxillaren Naht mit dem Nasale. Im Extrem können beide Exostosen oder Apophysen einander berühren oder gar verschmelzen. Letzterer entspricht einer antorbitalen hornartigen Protuberanz, welcher eine Rugosität der Knochen unterliegt. Beides ist auch bereits bei S. verrucosus angedeutet; nach

Stehlin waren aber dieser und Potamochoerus bereits im Pliocän getrennt. Dieses Genus hat ausgesprochene Neigung $\frac{P_1}{P_1 P_2}$ zu verlieren, auch sind die M einfacher, aber mit dicker Schmelzbedeckung wie bei S. verrucosus. *P. larvatus* F. Cuv. kommt in Madagaskar vor, während Afrika vier andere Spezies besitzt, von denen die westafrikanische *P. porcus* L. (penicillatus Schinz) die bekannteste ist und nach de Beaux die einzige valide kontinentale, der sich die übrigen kontinentalen als lokale Rassen unterordnen. Die madagassische Art muß ebenso wie der im Plistocän ausgestorbene Hippopotamus von Afrika her eingewandert sein [Blanford].

Weit selbständiger steht Babirussa Frisch, mit der einzigen *B. babirussa* L., welche in die beiden Rassen *B. b. babirussa* von Buru und *B. b. celebensis* Dening. von Celebes zerfällt. Der hochbeinige „Hirscheber" ist ausgezeichnet durch große Hauer, von denen die oberen außer Kontakt mit den unteren kommen und, nach oben wachsend, die Haut der Oberlippe durchbohren und sich dann krümmen. Im Gebiß $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{2}$ $M\frac{3}{3}$ verlieren $\frac{I_1 I_2}{I_1 I_2}$ allmählich ihre Schmelzbekleidung, werden hypselodont und erhalten offene Wurzeln mit permanentem Wuchs [Stehlin]. Die auffallenden Canini des Männchens gaben Anlaß zu viel Spekulationen. Diese und andere Spezialisierungen betrachtet Stehlin mit Recht als Effekt einer unter Ungulaten einzig dastehenden geographischen Isolierung. Deninger

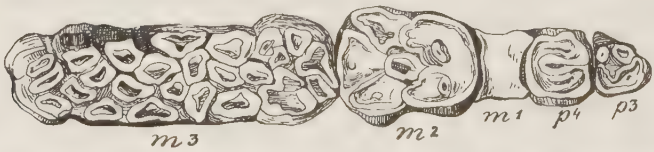


Fig. 372. Vollständige Backenzahnreihe des Unterkiefers eines erwachsenen Phacochoerus. Nach Owen. Nat. Gr. m^1 ist vollständig abgenutzt.

bringt die Abstammung von Babirussa in Beziehung zu †Merycopotamus Falc. et Cautl. aus den unteren Siwalikschichten Vorderindiens.

Phacochoerus Cuv. hat ursprünglich $I\frac{1}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{2}$ $M\frac{3}{3}$. Allmählich schwinden die I, auch die vorderen P. Die Eckzähne bleiben. Eigentümlicher ist der Bau der Molaren. Durch fortgesetzte Einkerbung und Ausbildung von sekundären Elementen der Zahnkrone, während die Haupthügel zurückgehen, entsteht ein hypselodonter, komplizierter Zahn. Dies erfährt in geringerem Maße M_1, der zuerst abgenutzt wird und ausfällt; an seine Stelle tritt M_2 und schließlich der langgestreckte M_3, der dann an P_4 reicht. Schließlich fällt auch dieser letzte P aus und M_3 bleibt allein übrig. Außer einem Paar inguinaler Zitzen treten 2 Paar abdominaler auf. Ferner ein Paar warziger Hautauswüchse, das größere Paar unter, das kleinere vor dem Auge. *Ph. aethiopicus* Pall. bewohnt den größten Teil Afrikas, südlich von der Sahara. Die zahlreichen lokalen Rassen unterschied namentlich Lönnberg. — Dieser spezialisierteste aller Suiden rückt nach Stehlin auch im Schädelbau genealogisch weit ab von Sus. Auch nach ihm gestattet die Backenbezahnung einen Vergleich mit derjenigen der Elefanten, insofern als die Hypselodontie bei M^3 beginnend hier ihren höchsten Grad erreicht, erst in zweiter Linie in M^2 und M^1. Auch der horizontale Zahnschub durch das Nachvornedrängen von M^3 erinnert an den weiter durchgeführten der Elefanten. Die Tiere haben die Gewohnheit, fressend

und grabend auf den Carpalgelenken herumzurutschen, wodurch Carpalschwielen entstehen. Diese erworbenen Schwielen treten schon beim Embryo auf, woraus Leche schließt, daß diese erworbene Eigenschaft vererbt wird.

Hylochoerus Thom. vertritt gewissermaßen ein Anfangsstadium von Phacochoerus insofern, als, wie bei diesem, die Spitze der oberen C beim Männchen nicht durch die unteren vollständig abgeschliffen werden, was ja bei Sus und Potamochoerus der Fall ist, sondern nur eine ventrale Usurfacette erhalten. Im Gebiß $I\frac{1}{2-3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{2}$ $M\frac{3}{3}$ geht I_3 früh verloren und ist der letzte M brachydont und von normaler Struktur; im übrigen erinnert manches an Phacochoerus. Große, durchaus schwarze Schweine aus dem Waldgebiet des tropischen Afrika, die nach Giglioli zwischen Sus und Phacochoerus stehen sollen.

2. Unterfamilie: **Dicotylinae.** Facialer Teil des Lacrymale und dessen Tränenlöcher fehlen. Im Gegensatz zu den Suinae, wo sie normale Lage hat, ist die Gelenkfläche für den Unterkiefer, wie bei Hippopotamus, nach unten und vorn verschoben. Im Fuß ist die V. Zehe nur durch ein Rudiment des Metatarsale vertreten (Fig. 369); er ist funktionell dreizehig. Metatarsale III und IV proximal verschmolzen. Der Rückendrüse entlehnen sie ihren Namen. Zwei inguinale Zitzen. Magen mit paarigem Blindsack. $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$; Molaren kaum verlängert, die hinteren Halbmonde noch sehr deutlich. Prämolaren von vorn nach hinten in steigendem Maße molariform. Obere C kaum nach außen gebogen. Schwanz rudimentär.

Das einzige, auf Amerika beschränkte Genus Dicotyles Cuv. hat demnach M, die auf einem Stadium stehen geblieben sind, welches dem oligocäner Formen der Alten Welt entspricht. Die Vergrößerung der Kaufläche ist erreicht nicht durch Verlängerung der M, sondern durch Veränderung der P [Stehlin]. In der Zahnformel $I\frac{2}{3}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ ist oben I^3 ausgefallen, da der fehlende Zahn nicht I^2 ist [Nehring]. Dieser ist kleiner als I^1. Die weiteste Verbreitung hat *D. tajacu* L. (torquatus Cuv.), der über Amerika, von Arkansas bis Patagonien, sich ausdehnt. Kaum artlich verschieden hiervon ist *D. angulatus* Cope in Nord-Amerika. Auf Zentral- und tropisch Süd-Amerika ist beschränkt *D. pecari* Fisch. (labiatus Cuv.).

Vorgeschichte der Suidae.

Unsere Kenntnis von der Geschichte des Stammes der Suidae ist erst in ihrem Anfang. Der neueste Versuch auf diesem Gebiete führte Stehlin dazu, für den altweltlichen Hauptstamm einen genealogischen Stammbaum nachzuweisen, der mit dem unteroligocänen + *Propalaeochoerus* Stehl. (= Choeromorus simplex Filh., Hyotherium typum Lyd.) beginnt, um durch + *Palaeochoerus* Pom. aus dem Unter-Miocän, ferner durch + *Hyotherium* Meyer, und zwar + H. Sömmeringi Meyer zu dem obermiocänen + Sus palaeochoerus Kaup zu führen. Diese über Nord-Europa verbreitete Form umfaßte mehrere Kategorien, welche zunächst Stammväter der Sus scrofa-Reihe wurden, ferner Stammväter von Potamochoerus, der bereits im Pliocän sich abgetrennt hatte, sowie endlich der Sus major-Gruppe. Diese Gruppe erscheint im Ober-Miocän in großen Formen, die als + S. antiquus Kaup und + S. major Gerv. bekannt sind und hauptsächlich im Mittelmeergebiet verbreitet waren.

Bezüglich der Genealogie der Verrucosus-Gruppe bestehen verschiedene Möglichkeiten; zwei drängen sich zunächst auf und harren weiterer

Entscheidung: entweder stammt die Gruppe von +Palaeochoerus und ging ihren eigenen Weg oder sie zweigte sich gleichfalls von +S. palaeochoerus ab und erwarb erst im Pliocän den aberranten Typus der Canini. Jedenfalls erscheint sie in Europa zuerst im Pliocän als +S. Strozzi Menegh. Ob überhaupt die Umbildungen von +S. palaeochoerus in obigem Sinne in Europa statthatten, kann hier nicht näher erörtert werden.

Außer dem Rahmen dieses Werkes fallen auch zahlreiche andere Genera und Spezies, worüber die Literatur berichtet. Hier kann nur angedeutet werden, daß *Babirussa* und *Phacochoerus* wahrscheinlich bereits im Oligocän, wo nicht früher, vom Hauptstamm sich abspalteten. Wir ließen denselben in der Alten Welt mit +Propalaeochoerus beginnen, falls man diese oligocänen Formen vom untermiocänen +Palaeochoerus Pom. trennen will. Letzteres Genus hat auch bei Männchen noch kurzkronige obere C, während die unteren anfangen, hypselodont zu werden. Dies ist bei +*Hyotherium* Meyer vollzogen, während bei Sus auch die oberen C diese Umformung erfuhren.

Dunkel ist der Zusammenhang mit den eocänen Artiodactyla, die nach ihrer bunodonten Zahnstruktur sich den Nonruminantia, insonderheit den Suidae anschließen. Welcher Art ihre Verbindung mit +Palaeochoerus war, ist vorderhand fraglich. Das erste Anrecht hat dabei vielleicht +*Choeromorus* Rütim. (Ch. helveticus Pict. et Humb.). Es sind dann weitere +Choeromoridae aus dem Mittel- und Ober-Eocän Europas, auch wohl als +Hyotheriinae vereinigte Formen zu nennen, die einerseits durch +*Acotherulum* Gerv. und +*Choeropotamus* Cuv. zu Hippopotamus hinführen, andererseits Formen abgaben wie +*Cebochoerus* Gerv., die bereits im Eocän erloschen.

Der verbreitetste Suide des europäischen Mittel-Miocän +*Listriodon* Meyer, und zwar L. splendens Mey., der sich durch die Jochstruktur seiner M zu allen altweltlichen Suidae in Gegensatz setzt, hatte bunodonte Vorläufer im Untermiocän [Stehlin] und trennte sich vor-oligocän vom Hauptstamm ab, vielleicht in Verbindung mit +*Doliochoerus* Filh. Dunkler ist die Genese von +*Choerotherium* Filh.

In der Neuen Welt schließt sich der miocäne +*Bothrolabis* Cope durch seine Backenzähne an +*Palaeochoerus* an; durch die Struktur seiner Eckzähne zielt er aber bereits nach Dicotyles Cuv. Dieses Genus tritt mit +D. serus Cope denn auch bereits im Pliocän Nord-Amerikas auf und setzt sich in die heutigen Arten fort. +*Platygonus* Le Conte erscheint als ein modifizierter Seitenzweig, der im Plistocän ausstarb.

Fraglich erscheint die rückwärtige Verbindung. Bestand diese mit der altweltlichen Stammreihe, so muß die Trennung wenigstens im Oligocän stattgehabt haben.

III. Unterordnung: Selenodontia.

(Ruminantia.)

In unserer synoptischen Tabelle auf S. 539 wurden fünf recente Familien von Ungulaten und vier ausgestorbene unter dem Namen Selenodontia als dritte Unterordnung der Artiodactyla zusammengefaßt. Sie bilden die Hauptmasse der Euartiodactyla Stehlins. Ebendort wurde ihnen verschiedener taxonomischer Wert zuerkannt im Hinblick auf die Selbständigkeit ihrer Stellung in der Reihe wie aus ihrer Unterordnung in „Überfamilien“ hervorgeht. Ihre Verwandtschaftsgrade sind denn

auch teilweise so lockere und entfernte, daß bei ihrer Vereinigung als Selenodontia diesem Begriff kein anderer systematischer Wert zuerkannt werden kann, als daß er der Tatsache Ausdruck verleiht, daß in einer Anzahl Merkmalen diese Säugergruppen übereinstimmen. Gegenüber diesen Merkmalen der Blutsverwandtschaft, die wir namentlich dem Gebiß und dem Bau der Extremitäten entlehnen, stehen aber zahlreiche Unterschiede als Zeugnisse der langen Trennung mancher Gruppen und ihrer nur entfernten Blutsverwandtschaft. Da wir z. B. von verschiedenen ausgestorbenen Familien nicht wissen, ob der Bau ihres Magens sie zum Wiederkäuen befähigte, läßt sich auf sie kaum der althergebrachte Name Ruminantia anwenden.

Die recenten lassen sich leicht unter diesem Terminus vereinigen. Sie stimmen in folgenden Punkten überein und unterscheiden sich durch die Mehrzahl derselben von den Nonruminantia (Neobunodontia).

Es sind meist hochbeinige Tiere mit schlankem Körper, dicht behaart, ohne Anlage zu besonderer Ausbildung eines Panniculus adiposus. Am mehr oder weniger gestreckten Schädel ist die Orbita hinten durch einen Knochenring geschlossen; der faciale und orbitale Teil des Lacrymale ist gleichmäßig groß. Seine totale Größe nimmt aber zu mit der Ausbildung von Hörnern und Geweihen und mit der Größenzunahme der Backenzähne. Häufig entsteht durch seine unvollständige Verknöcherung eine antorbitale Lücke. Die hiermit in kausalem Zusammenhang stehende, in verschiedenem Grade statthabende Knickung der Schädelachse wurde auf S. 521 ausführlich besprochen. Auf dem Lacrymale kann eine Grube auftreten für eine präorbitale Hautdrüse. Das Mastoid tritt meist deutlich zutage hinter der Bulla auditiva, die sich verschieden verhält (s. Tab. auf S. 538). In den Extremitäten verschmelzen die Metapodien III und IV in verschiedenem Grade zum Kanonenknochen. Aus primitiverer Zahnform bildete sich alsbald das selenodonte Muster hervor (S. 528), das Anlaß gab, sie Selenodontia zu nennen. Die recenten Formen haben ferner einen komplizierten Magen mit Schlundrinne, die Wiederkäuen möglich macht. Die Placenta ist seltener diffus, meist polykotyledon.

Für eine Übersicht über die Familien und Unterfamilien sei auf die Tabelle auf S. 539 verwiesen.

I. Überfamilie: **Tylopoda.**

Unter den Ruminantia zeichnen sich die Tylopoda oder Cameloidea durch eigentümlichen Bau der Füße und durch die Schenkel, die frei gegenüber dem eingezogenen Hinterleib hervorragen, sofort aus. Sie unterscheiden sich ferner durch eine Anzahl Merkmale, die teils primitiver Natur sind, teils Folge von Anpassung an die Lebensweise.

Das Haarkleid ist rauh, lang und besteht aus Haarbündeln, in denen sich je ein stärkeres Haar befindet, das auch wohl isoliert stehen kann. Konglobierte Hautdrüsen finden sich nur in der Ohrgegend; ferner an den bekannten haarlosen Stellen jederseits am Metatarsus von Lama, wo nach Schuntermann (1925) unterhalb der üppigen Hornschicht eine gewaltige Ausbildung von zusammengesetzten tubulösen Drüsen statthat, die zum größten Teil keinen Zusammenhang mit Haarbälgen haben.

Der hornlose, niedrige Schädel mit gerader cranio-facialer Achse ist langgestreckt, namentlich in seinem vorderen Teil, der gleichzeitig seitlich eingeschnürt ist. Obwohl das Intermaxillare, namentlich in seinem Gaumenteil, der nur kleine Foramina incisiva hat, gut ausgebildet ist und einen langen Processus nasalis besitzt, bleibt dieser trotzdem weit entfernt vom Frontale infolge bedeutender Größe des Maxillare. Dieses bildet fast allein den Gesichtsteil des Schädels, da das Lacrymale nur einen kleinen facialen Teil hat und das Jugale klein ist. Eine Ethmoidallücke ist vorhanden. Die Verschmälerung des Gesichtsschädels äußert sich auch in dem nach vorn stark verschmälerten Gaumen, in der Konvergenz der Zahnreihen und in der vertikalen Stellung der Pterygoidea.

Die in der Mitte des Schädels gelegenen Orbitae haben einen geschlossenen Knochenring durch Vereinigung der Processus postorbitales

Fig. 373. Lama glama. *A* Alisphenoid; *bo* Bulla ossea; *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *OÖ* Ohröffnung; *P* Parietale; *Pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; I_{1-3} Incisivi; *cc* Canini; P_{3-4}, m_{1-3} Backenzähne.

von Jugale und Frontale. Der Jochbogen ist schwach und kurz. Die Temporalgrube wird namentlich durch die Schuppe des Squamosum gebildet, die das Parietale zurückdrängt, während auch die Ausdehnung des Frontale beschränkt ist. Am Aufbau des Schädeldaches beteiligt sich das Supraoccipitale. Eine Sagittalcrista kommt vor. Das Tympanicum ist zu einer blätterigen Bulla aufgeblasen (Fig. 374). Die ventrale Wand des äußeren Gehörganges ist in deren pneumatischen Bau einbezogen, so daß der Porus acusticus in der Bulla zu liegen scheint. Das Tympanohyale muß sich daher durch eine „Vagina" in diese Aufblähung einsenken und teilt dieselbe in eine äußere und innere Hälfte; letztere ist dann die eigentliche Bulla. Dieser merkwürdige Bau tritt bei den Camelidae phylogenetisch schon früh auf; bei dem oligocänen + Poëbrotherium waren die Bullae enorm groß und berührten einander, bei + Hypisodus gar in der Medianlinie. Hinter der kleinen Fossa glenoidea liegt ein hoher Processus postglenoideus, während

der Processus paroccipitalis sehr unbedeutend ist. An ihn grenzt der Proc. posttympanicus; das Mastoid ist aber auch im erwachsenen Schädel unbedeckt, wenn auch weniger als im jungen. Ein Alisphenoidkanal fehlt. Im Gegensatz zum queren Condylus des Unterkiefers der übrigen Ruminantia ist er sphärisch, der Processus coronoideus gerade und lang, der Angulus vorgezogen.

Im allgemeinen schließt sich der Schädelbau in vielen Punkten dem der Perissodactyla an, jedoch nicht im peripheren Geruchsorgan, das nach Art der Ruminantia 5 Endoturbinalia mit 6 Riechwülsten besitzt (durch Spaltung des 2. Endoturbinale). Die Ectoturbinalia sind zahlreich. Die pneumatischen Höhlen beschränken sich hauptsächlich auf den orbitalen Teil des Schädels und treten im maxillaren Teil, entsprechend dessen Verengerung, ganz zurück.

Die Wirbelsäule hat 12 thorakale, 7 lumbale, 4 sakrale und 13 bis 20 kaudale Wirbel; von diesen sind die cervikalen charakterisiert durch undurchbohrte Processus transversi, so daß die Arteria vertebralis einen ungewohnten Weg nimmt (I, S. 111).

Bei den recenten ist der Processus odontoideus des Epistropheus hohlmeiselartig wie bei Perissodactyla und Pecora (I, Fig. 83).

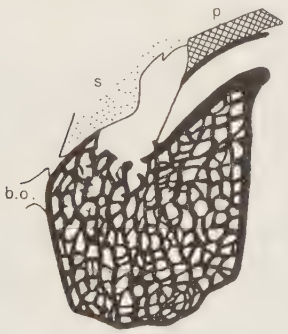


Fig. 374. Die spongiöse tympanale Bulla im Frontalschnitt und der tympanale knöcherne äußere Gehörgang von Lama, schwarz gehalten. Nach v. Kampen. *bo* Basioccipitale; *p* Petrosum; *s* Squamosum.

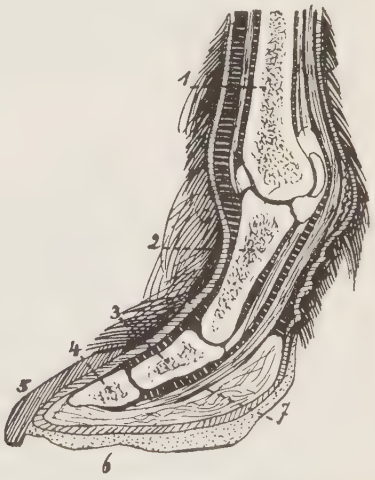


Fig. 375. Längsschnitt durch die Hand von Lama (Auchenia) glama. *1* Metacarpus; *2*, *3*, *4* die 3 Phalangen; *5* Hornwand; *6* Hornsohle; *7* elastisches bindegewebiges Kissen.

Radius und Ulna verschmelzen distal, häufig auch proximal (Fig. 352); die Fibula reduziert sich proximal auf einen minimalen Fortsatz der Tibia, distal erhält sich das Capitulum fibulae und artikuliert mit Calcaneus und Tibia. Von Fingern und Zehen erhält sich nur der II. und III., deren Metapodien verschmelzen. Dieser starken Reduktion entspricht das auf S. 525 dargestellte Schema vom Carpus und Tarsus, indem sich in ersterem Trapezoid und Capitatum, in letzterem Naviculare und Cuboideum getrennt erhalten. Das distale Ende der Metapodien hat keine Gelenkkiele, sondern ist glatt, auch weicht das Unterende der Kanonenknochen etwas auseinander, so daß die Zehen gespreizt werden beim Aufsetzen auf den Boden. Abweichend vom gewöhnlichen Verhalten wird aber nicht das Ende der Nagelphalanx, sondern die 3 Phalangen zugleich aufgesetzt, die dementsprechend verbreitert und die 3. klein und rundlich ist, nicht spatel-

förmig. Sie hat denn auch keinen eigentlichen Huf zu tragen, sondern einen kleinen Nagel mit gekrümmter Hornwand. Diese Digitigradie, die bei der Körpergröße eine breitere Sohlenfläche heischt, hat exzessive Ausbildung der Sohlenballen hervorgerufen. Deren hohe Elastizität und Fähigkeit der Verbreiterung eignet sich besonders zum Gehen auf losem Wüstensand (Fig. 375).

Die Deutung des Gebisses liefert Schwierigkeiten. Es ist zunächst insofern primitiv, als im Zwischenkiefer noch 3 I auftreten, von denen $I^{\frac{3}{3}}$ im erwachsenen Zustand bestehen bleibt. Auch bleibt der Unterkiefereckzahn caniniform und durch kurzes Diastem von den Schneidezähnen getrennt, der obere ist scharfschneidig und hakig gebogen. Die Zahl der Antemolaren ist eine ungleiche. Bei den tertiären Familiengenossen betrug sie noch vier. Von diesen blieben bei recenten Arten höchstens 3 obere übrig. Die Deutung derselben ist aber eine verschiedene. Die hier gegebene Auffassung, auch des Milchgebisses, letzteres in kleineren Ziffern, erhellt aus der Gebißformel, welche die Ansicht vertritt, daß der erste obere P auch $P^{\frac{1}{1}}$ sei. Die Formel des Gebisses lautet, insoweit das Milchgebiß angeht, vermutlich:

$$I\frac{1.2.3}{1.2.3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{-2.3.4}{--3.4}\ M\frac{1.2.3}{1.2.3}$$
$$1.2.3\quad 1\quad --3.4$$

Die Molaren erhalten früh geschlossene Wurzeln; haben oben 4 Halbmonde und flache Außenwand, unten 2 Halbmonde und flache Innenwand; Styli (Säulchen) und Schmelzfaltung der Marken treten zurück. Im Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen Ruminantia ist der Mittelmagen röhrenförmig, fast ohne Blätter und mit kurzen Drüsenschläuchen besetzt (s. S. 534). Im Rumen ist die Wand durch zahlreiche Septa mit sphinkterischer Muskeleinlage in Zellen verteilt, in welche der flüssige Mageninhalt eintritt. Das Coecum ist kurz und einfach. Gallenblase fehlt. Die Oberlippe ist gespalten und dient als Greiforgan bei der Aufnahme der Nahrung.

Die Tylopoden stehen einzig da unter Säugern durch die ovale Form der Blutkörperchen.

Ihre Präputialtasche sieht nach hinten, so daß sie retromeningent sind. Glandulae vesiculares fehlen, die Glandulae urethrales bilden aber eine Glandula prostata. Die Placenta ist diffus; nur ein Junges wird geworfen; die Zahl der funktionierenden Zitzen ist 2.

Taxonomie.

In der heutigen Fauna sind nur zwei Genera bekannt:

Camelus L. $I\frac{1}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Große Tiere mit schlichtem, rauhem Haar, buschigem Schwanz, breiten Füßen, deren beide Finger und Zehen fast vollständig verbunden sind durch ein gemeinschaftliches elastisches Sohlenkissen und gebogene Nägel tragen. Ohren kurz. Mit einem oder zwei buckelförmigen Fettanhäufungen im subkutanen Gewebe des Rückens.

Nur eine wilde Art, *C. bactrianus* L., ist vom westlichen und unwirtlichsten Teil der Wüste Gobi, Zentral-Asien, bekannt. Domestiziert ist aber das zweihöckerige Trampeltier von Peking bis zur Krim verbreitet und schon seit alters als Zug- und Reittier gehalten. Zweifelsohne ist es von dorther ausgeführt und entwickelte sich zur einhöckerigen Rasse, die

als *C. dromedarius* L., Dromedar, in Nord-Afrika und in den trockenen Distrikten Indiens als Last- und Reittier benutzt wird. Als artlicher Unterschied gilt in erster Linie der einzige Fettbuckel. Dieser ist aber abhängig vom Ernährungszustand und nur ein ganz sekundärer Charakter (wie der Fettsteiß der Schafe usw.), auch erscheint er in seiner ersten Anlage zweihöckerig [Lombardini].

Lama G. Cuv. Dieses durchaus neuweltliche, auf den westlichen und südlichen Teil Süd-Amerikas beschränkte, meist Auchenia Illig. genannte Genus hat $I\frac{1}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$, indem der erste, fast caniniforme Praemolaris des Kamels fehlt, häufig auch der vorderste untere P. Weiter unterscheidet es sich durch weit geringere Größe, durch langes, wolliges Haar, längere Ohren, Fehlen eines Fettbuckels, kurzen Schwanz, schmale Füße, deren Zehen weniger verbunden sind und jede einen selbständigen Zehenballen hat. In manchen Hinsichten haben sie sich weniger weit vom miocänen, mit Camelus gemeinsamen Stammvater entfernt; diese geringere Spezialisierung ist zum Teil aber Begleiterscheinung der geringeren Größe. Nur *L. glama* L. mit den beiden Rassen *L. huanacus* Mol. und *cacsilensis* Lönnb. sowie *L. vicugna* Mol. können als wildlebende Formen gelten. Beide sind braun gefärbt; das kleinere Vicugna lebt nach Art einer Gemse im Hochgebirge von Peru und Bolivia. Der Huanaco bewohnt die Hochflächen der Andes und die Ebenen von Patagonien bis Tierra del Fuego. Diese Herdentiere, welche die sonderbare Gewohnheit haben, ihren Mist an bestimmten Orten bis zu großen Haufen abzusetzen, haben sehr geschätztes wolliges Haar. Dies führte zur Domestikation von L. glama huanacus, woraus dann das als Lasttier gehaltene altbekannte *L. glama* L. und das kleinere *L. pacos* L., das seiner Alpaca-Wolle wegen gezüchtet wird, entstand.

Vorgeschichte der Tylopoda.

Der Bau der Tylopoda lehrt, daß sie einen sehr selbständigen Zweig der Ruminantia bilden, der von den übrigen sich früh abtrennte und viele altertümliche Merkmale bewahrt haben muß. Dem entsprechen die paläontologischen Resultate, die namentlich Cope, Scott und Wortman erzielten und welche deutlich machen, daß dieser Stamm in Nord-Amerika seine Heimat hatte, es hier in der Familie der Camelidae zu hoher Blüte brachte, jedoch im Diluvium erlosch, vorher aber einen Zweig (Lama) nach Süd-Amerika sandte, einen anderen nach Asien, wo er zuerst im Pliocän der Siwaliks als Genus Camelus auftritt.

Nach Wortman und Scott läßt sich die Familie der Camelidae mit Sicherheit zurückverfolgen bis auf + *Protylopus* Wortm. aus dem Ober-Eocän (Uinta). Dieses Tier, von der Größe eines Hasen, hatte $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$ in geschlossener Reihe; die oberen Molaren tetraselenodont, die Prämolaren einfach, mit zunehmender Komplikation nach hinten. Der Schädel zeigt bereits Lama-Charakter in seinem zugespitzten, verschmälerten Schnauzenteil, doch lassen die Processus postorbitales die Orbita hinten noch offen; auch ist die Bulla tympani noch klein und hohl. Radius und Ulna verschmelzen im Alter in der Mitte; von den 4 Fingern sind die lateralen reduziert. Die Fibula ist zu einem Knochenfaden verkümmert, mit dickem, malleolarem Ende. Auch Zehe II und V erfuhren Reduktion bis zu Knochenfäden.

Eng schließt sich hieran das oligocäne + *Poëbrotherium* Leidy, das bereits die Größe eines großen Schafes von zierlichem Bau hatte. Seine

Abänderungen liegen durchaus in der Richtung recenter Cameliden. So sind die lateralen Finger und Zehen nur noch Knötchen. Offenbar waren aber die verschiedenen bekannten Arten noch unguligrad (Fig. 377). Das

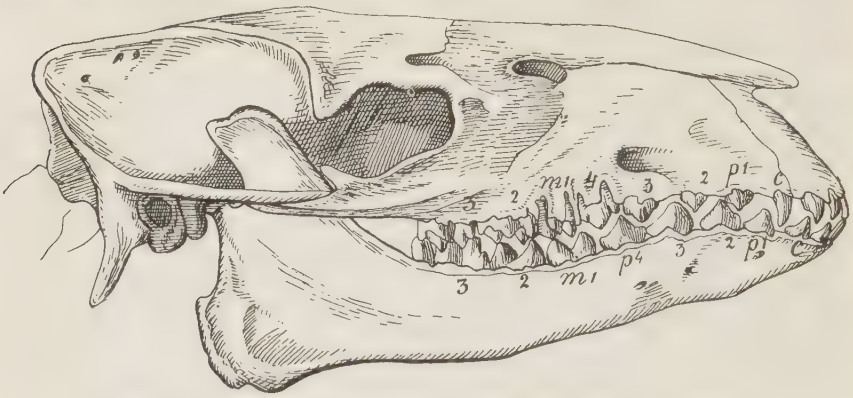


Fig. 376. +Protylopus petersoni. Nat. Gr. Nach W. B. Scott.

Gebiß zeigt die ersten Anfänge von Diastemen zwischen C, $P\frac{1}{1}$ und $P\frac{2}{2}$; die Molaren nehmen einen Anlauf zur Hypselodontie und werden länger. Die Canini sind aber noch caniniform, die Bulla tympani füllt sich mit Knochenblättchen.

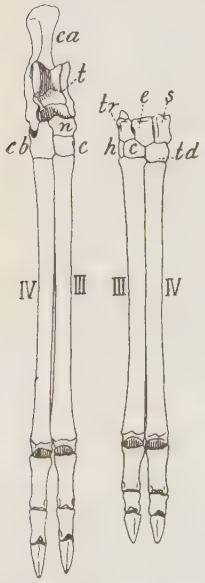


Fig. 377. Hand und Fuß von +Poëbrotherium. Nach Wortman.

Diesen Charakter fangen die Canini an zu verlieren bei dem untermiocänen +*Protomeryx* Leidy (Gomphotherium Cope), wo sie gebogen und scharf werden, auch schließt sich der Orbitalring, verlängert sich der Schädel, erhält der Condylus mandibulae sphärische Form, hebt die Digitigradie an, was zu Reduktion der Nagelphalangen führt. Es haben weitere Umformungen statt, die sich bei +*Protolabis* Cope aus dem Mittel-Miocän noch weiter accentuieren und zum obermiocänen +*Procamelus* Leidy führen. Dessen 3 bekannte, den Individuen nach sehr zahlreiche Arten charakterisierten sich durch den Verlust von I^1 I^2 im erwachsenen Tier, wogegen die P noch vollzählig sind, P^3 aber bereits sehr zurückgeht; auch sind die Metapodien teilweise zu Kanonenknochen verschmolzen. Auf eine Eigentümlichkeit der unteren Molaren hin meint Wortman, daß +Pr. gracilis Leidy am Ende des Miocän nach Süd-Amerika wanderte und dort der Stammvater von Lama wurde. Eine andere Art, vielleicht +Pr. occidentalis Leidy, transformierte sich in +*Pliauchenia* Cope. Hier fehlt bereits $P\frac{3}{3}$, was zu *Camelus* L. führt. +C. americanus Wortm. scheint sich wenigstens generisch von diesem Genus nicht trennen zu lassen. Es erscheint zuerst im Plistocän Nord-Amerikas, um bereits im Diluvium auszusterben. Zoogeographisch wichtig ist nach Gidley (1913) der Fund von Camelus im Plistocän von Alaska, also nördlich vom Polarkreis. Er beweist ein damaliges

milderes Klima ebendort und befestigt abermals die Annahme einer noch zu der Zeit bestehenden weiten Verbindung zwischen Alaska und Asien. Weiterer Untersuchung ist vorbehalten, ob das paläarktische Kamel erst dementsprechend spät von Amerika aus einwanderte. In diesem Falle gehörten die als + C. sivalensis Falc. et Cautl. u. a. beschriebenen Reste aus dem Pliocän Indiens nicht in die direkte Vorfahrenreihe des heutigen Kamels. Sie unterscheiden sich denn auch durch eine vertikale Leiste an der vorderen äußeren Ecke der unteren Molaren, die Lama zukommt und, wie oben angedeutet, + Procamelus gracilis. Dies würde für Einwanderung von + Procamelus sprechen.

Ein Seitenzweig von + Procamelus führt schließlich zu den plistocänen Genera + *Camelops* Leidy und + *Eschatius* Cope, beide aus den Vereinigten Staaten, die vielleicht Lama nahe stehen; während namentlich Ameghino pliocäne und plistocäne Formen aus Süd-Amerika beschrieb, die zum Kreise von *Lama* L. gehören.

Alle bisher genannten Geschlechter der Camelidae, die mit + Protylopus anheben und in Camelus gipfeln, hatten mehr oder weniger innigen Zusammenhang. Nach Matthew (1908) geht ein paralleler Zweig ebenfalls aus + Protylopus hervor und entwickelte sich über den oligocänen + *Paratylopus* schließlich zu + *Alticamelus* Matth., ausgezeichnet durch ungewöhnliche Länge von Hals und Gliedmaßen: ein Zweig, der im Pliocän ausstarb. Um + *Protylopus* als Vertreter einer Gruppe von eocänen Artiodactyla, deren Geschichte noch im Dunkeln liegt, gruppieren sich neben den Camelidae andere Stämme von Selenodontia, die in Nord-Amerika ihren Anfang nahmen und dort ihr Ende fanden. Sie führten seinerzeit Scott zu der Ansicht, daß sämtliche tertiäre Selenodontia Nord-Amerikas, soweit sie nicht eingewandert seien, zusammenhängen und sich als Tylopoda (s. l.), auch wohl Cameloidea genannt, vereinigen lassen.

Heutzutage ist deutlicher als damals, daß der schwache Punkt dieser Ansicht in der Unsicherheit des wirklichen Ursprunges der Selenodontia liegt. Ihre Wiege könnte ja im Eocän Asiens gestanden haben, das an Amerika sowohl als an Europa Vertreter abgab, die sich jeweils dort in ihrer Weise weiter entwickelten, aber eben ihres gemeinsamen Ursprunges wegen immer wieder gemeinsame Charakterzüge zur Ausbildung brachten, womit ihr Studium zu irreführenden Schlüssen leiten kann. In einer stammbaumartigen Phylogenie der amerikanischen Ruminantia von Matthew (1904) kommt eine ähnliche Ansicht, ohne daß sie ausgesprochen wird, zum Ausdruck. Auch hier bilden die hierhergehörigen Stämme aus jüngerer Zeit nach dem Eocän zu rückläufige Linien, die nach + Protylopus zu konvergieren.

Vorläufig verflüchtigen sich dabei aber, der Art der Sache nach, die deutlichen Grenzen, wie sie eine Definition verlangt und wie sie die jüngeren, daher extremeren Formen leicht gewähren. Dieses deskriptiv-systematische Übel, das alle Ungulaten-Stämme beherrscht, nimmt in dem Maße zu, als wir uns dem Eocän nähern: mehr noch in diesem selbst, wo die Wurzel der Stämme liegt. Es ist Ursache der Unsicherheit und der Verschiedenheit der Auffassungen, die in der Taxonomie, namentlich der selenodonten Artiodactyla, zum Ausdruck kommt. Dazu kommt noch, daß struktureller Übereinstimmung nicht immer direkter genetischer Zusammenhang entspricht.

Zum Schlusse wollen wir uns der wichtigsten odontologischen und osteologischen Charakterzüge der recenten und fossilen Tylopoda erinnern.

Der Schädel hat Neigung, sich nach vorn zuspitzend zu verschmälern, trotzdem bleibt das Intermaxillare vollständig und hat kleine Foramina incisiva. In der Gesichtsfläche tritt Lacrymale und Jugale zurück. Harter Gaumen nach vorn verschmälert, Backenzahnreihen konvergierend. Foramen infraorbitale nach hinten verschoben. Die Bulla tympani, anfänglich klein, mit glatter Innenwand, bläht sich in charakteristischer Weise (s. oben) auf und füllt sich mit Knochenblättchen. Orbita erhält Knochenring durch Verschiebung der Proc. orbitales von Frontale und Jugale, verlagert sich nach vorn in Verbindung mit der Ausdehnung des Squamosum, während das Frontale zurücktritt in seiner Beteiligung an der Bildung des Schädeldaches. Fossa glenoidea klein, hat großen Processus postglenoideus. Am Unterkiefer erhält der ursprünglich quere Condylus eine sphärische Form, der Angulus wird stets mehr hakig ausgezogen.

In den anfänglich unguligraden Extremitätenenden reduzieren sich bei zunehmender Digitigradie die Digiti auf 2, die Nagelphalangen zu Knötchen, die Hufe zu gekrümmten Nägeln, während die Sohlenballen sich zum Sohlenkissen ausbilden. An den proximalen Gelenkenden der Metapodien schwinden die Kiele; Cuboideum und Naviculare im Tarsus, Trapezoid und Capitatum im Carpus fast stets getrennt, Ecto- und Mesocuneiforme verschmolzen. Incisivi, anfänglich in normaler Zahl, erfahren oben Rückbildung bis auf $I^{\frac{2}{3}}$, der untere C bleibt caniniform. Molaren brachyodont, erst in den jüngeren Camelidae mäßig hypselodont; der hintere innere Halbmond der oberen M entsteht aus dem Metaconulus. Prämolaren einfach, schneidend, häufig verlängert, erfahren bei jüngeren Formen Reduktion.

II. Überfamilie: **Traguloidea.**

Diese zierlichen, kleinen, auf die Alte Welt beschränkten Wiederkäuer bilden einen Seitenzweig der Ruminantia, der wahrscheinlich bereits im Eocän sich abtrennte und bis heute in seinen spärlichen Repräsentanten noch manches Primitive bewahrt hat.

Im anliegenden Haarkleid treten in der Jugend noch Gruppen von 3 Haaren auf, später wird die Zahl der Haare meist größer, die alternierende Gruppierung bleibt aber bewahrt [de Meijere]. Konglobierte Drüsen erscheinen nur auf einer in der Kehlgegend von Tragulus befindlichen zungenförmigen Fortsetzung eines nackten oder dünnbehaarten Kinnflecks. Die engen, schlitzförmigen Nasenlöcher liegen in einem nackten, teilweise tuberkulierten Nasenspiegel. Der kurze Schwanz hat die Unterseite mehr oder weniger kahl. Vier inguinale Zitzen.

Am Schädel äußern sich zweierlei Gruppen von Merkmalen, die nach Rütimeyer einesteils als Folge der geringen Größe, somit frühen individuellen Wachstumsstillstandes, anderenteils als Kennzeichen von Stillstand der Stammes-Metamorphose gelten dürfen. Unter letztere, die somit Zeugnisse geologischen Alters sind, fallen die gestreckte niedrige Hirnhöhle; ferner die Ausdehnung des Supraoccipitale auf das horizontale Schädeldach; endlich die Ausdehnung der Parietalzone, und damit die Beschränkung des Frontale auf den vorderen Schädelteil, namentlich zur Bedeckung der Orbitae und der Nasenhöhlen. Letztere sind sehr ausgedehnt und enthalten 5 Endoturbinalia mit 6 Riechwülsten und ein eingerolltes Nasoturbinale; außerdem treten 7 Ectoturbinalia auf (Tragulus javanicus [Paulli]). Die pneumatischen Räume treten sehr zurück und beschränken sich auf den hintersten Teil des Maxillare, Lacrymale und Jugale. Die Gaumenfläche ist breit, vorn nicht verengert; die

Reihen der Backenzähne nicht konvergierend. Vom Lacrymale ist der faciale Teil ausgedehnt, ohne Grube und ohne Gesichtslücke, mit einem facialen Tränenloch. Die Intermaxillaria sind schwach, zahnlos, mit großen Foramina incisiva. Das Tympanicum bildet eine große, mit gitterigem Knochengewebe gefüllte, seitlich komprimierte Bulla ossea, die nur lose dem Basioccipitale, Squamosum, Petrosum und dem Proc. paroccipitalis angelagert ist. Es liefert ferner einen kurzen äußeren Gehörgang. Das Mastoid bleibt unbedeckt.

Auffallend ist die Größe der hinten durch einen Knochenring geschlossenen Orbitae, die in der Mittellinie des Schädels zusammentreffen, so daß nur ein dünnes Knochenseptum sie scheidet und die Foramina optica zu einem medianen unpaaren Loche verschmelzen. Dies ist ein bleibender Jugendzustand des Schädels, den auch namentlich die kleinen Hirsch- und Antilopenarten vorübergehend aufweisen. Hiermit in Zusammenhang steht die Ausdehnung des Orbitosphenoid auf der Schädelkapsel. Der Schädel ist hornlos, er hat eine Sagittalcrista, und seine cranio-faciale Achse ist nicht geknickt. Der zarte Unterkiefer hat einen kurzen Processus coronoideus und einen schmalen Condylus.

Fascien und Sehnen haben große Neigung zu Verknöcherung: so die Bänder des Beckens, namentlich aber die Fascia lumbalis, die ein dünnes Knochenschild bildet.

Das Gebiß der recenten Arten hat die Formel $I\frac{0}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{3}{3}$. Der obere C ist beim Männchen ein großer, säbelartig gebogener Hauer. Untere I spatelförmig, der C ihnen gleichend und angelagert. Ein ausgedehntes Diastem zwischen C und P. Letztere sind einfach, schneidend; P_4 mit starkem Innentuberkel, der oben einen Halbmond bildet. P_1 tritt wenigstens unten bei fossilen Formen noch auf. M brachyodont, der 5. Tuberkel fehlt. Auf den unteren haben die vorderen Halbmonde eine nach hinten verlaufende Kammleiste [Schlosser].

An den Halswirbeln sind die Processus spinosi gut entwickelt, der Processus odontoideus ist abgeplattet konisch, ähnlich wie bei den Schweinen. Die Zahl der Thorakalwirbel beträgt 13, die der lumbalen 6, der sakralen 5, der Schwanzwirbel bis zu 13.

Radius und Ulna sind getrennt; das Lunatum ruht fast ganz auf dem Hamatum und hat nur lateralen Kontakt mit dem Capitatum. Trapezoid und Capitatum verschmelzen zu einem Knochen; mit diesem das Trapezium, falls es nicht fehlt (S. 525). Die lateralen Finger sind reduziert, aber noch vollständig, wenigstens die Metapodien. Von letzteren können die medialen verschmelzen. Das untere Ende der Fibula verschmilzt fast stets mit der Tibia. Cuneiforme II, III, Naviculare und Cuboid verschmelzen. Die medialen Metatarsi bilden Kanonenknochen, die lateralen sind zart, aber vollständig. Die distalen Kiele der Metapodien sind nur auf die Hinterfläche beschränkt; auch sind die hinteren Gliedmaßen erheblich verlängert.

Der Magen (Fig. 360) unterscheidet sich von dem der Pecora nur durch einen rudimentären Blättermagen [Boas]. Eine Gallenblase ist vorhanden. Das Coecum ist einfach. Im Larynx ist der Schildknorpel sackförmig ausgedehnt. Scrotum sessil; Penis mit spiralig gewundenem Ende. Die Placenta ist eine diffuse, nach Art der Schweine und Pferde; sie kann höchstens darin abweichen, daß antimesometral ein mit der Tragezeit zunehmendes zottenfreies Feld sich ausbildet.

Ein Junges wird geworfen.

Taxonomie.

Die recenten Arten gehören 2 Genera an; von diesen ist der auf das Waldgebiet von West-Afrika, von Senegambien bis zum Kongo, beschränkte Hyemoschus Gray gewissermaßen als ein Relikt zu betrachten, da er sich so eng an das miocäne †Dorcatherium Kaup anschließt, daß er gewöhnlich damit vereinigt wird und unter letzterem Namen, welcher der ältere ist, in der Literatur erscheint. †Dorcatherium hat aber $P\frac{3}{4}$, während die Zahnformel von Hyemoschus lautet $I\frac{0}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Hyemoschus hat ferner Intermaxillaria, welche das Nasale nicht erreichen. Nur die Metatarsalia vereinigen sich spät zu Kanonenknochen, auch bleiben die lateralen Digiti besser ausgebildet, als bei dem folgenden Geschlecht. Nur eine Art: *H. aquaticus* (Ogilb.), der größte heutige Tragulide; braun mit weißen Streifen und Flecken. Ohne drüsige Kehlplatte.

Tragulus Pallas. Intermaxillaria erreichen die Nasalia; Metacarpalia und Metatarsalia ankylosieren; Zahnformel wie Hyemoschus. Diese kleinsten heutigen, die orientalischen Waldgebiete bewohnenden Ungulaten sind mit der Art †*Tr. sivalensis* Lyd. aus dem Pliocän Indiens bekannt. Ebendaher aus dem Plistocän auch *Tr. meminna* Erxl., der heute noch über ganz Vorderindien und Ceylon verbreitet ist. Man hat diese Art zum Subgenus Moschiola Hodgs. erhoben, da sie ähnlich wie Hyemoschus weiß gestreift und gefleckt ist; eine drüsige Kehlplatte fehlt. Letztere kommt vor beim ungefleckten Subgenus Tragulus Pall. s. str. Hierher gehört *Tr. stanleyanus* Gray von der Malaiischen Halbinsel und benachbarten Inseln. *Tr. javanicus* Osb., im gleichen Gebiet, dehnt sich aber südwärts aus auf die Großen Sunda-Inseln und die Philippinen, nordwärts bis Annam. *Tr. kanchil* Raffl. reicht gar bis Cochin-China. Zahlreiche lokale Farbenvarietäten sind namentlich durch Miller beschrieben.

Vorgeschichte der Traguloidea.

Die Traguliden stellen einen altweltlichen, jedenfalls vom Oligocän ab selbständigen Zweig der Ruminantia dar, dessen wenig zahlreiche Vertreter höchstens die Größe eines Rehes erreichten, der Mehrzahl nach aber die kleinsten Artiodactyla darstellen. Paläontologisch werden sie gewöhnlich in die Familien der Tragulidae und †Gelocidae verteilt. Erstere fällt diagnostisch zusammen mit der recenten Familie der Traguloidea, wie sie soeben charakterisiert wurde, wobei namentlich die Ursprünglichkeit des Schädels — abgesehen von infantilen Merkmalen — sowie der Extremitäten hervorgehoben wurde. Auch, daß der recente Hyemoschus einen sehr nahen Verwandten in †*Dorcatherium* Kaup hatte. Dieses Genus mit $I\frac{0}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{4}$ $M\frac{3}{3}$ erreichte in †D. naui Kaup u. a. im Obermiocän bis Pliocän von Mittel-Europa und Vorder-Indien, bis Rehgröße. *Tragulus* Pall. ist auch aus dem Pliocän und Plistocän Indiens bekannt. In der Familie der †Gelocidae kommt die genannte Ursprünglichkeit weniger zum Ausdruck, insofern als die lateralen Metapodien nur noch in ihrem proximalen und distalen Ende erhalten sind: ihr Mittelstück schwand, ebenso die Afterzehen. Demgegenüber verschmelzen zwar Cuneiforme 2 und 3, bleiben übrigens aber selbständig gegenüber den verschmolzenen Naviculare und Cuboid. Auch fehlt die genannte Kammleiste auf den unteren M. Die mit Sicherheit bekannten Reste gehören dem Oligocän

von Europa an. Die bekanntesten sind +*Gelocus* Aym. und +*Prodremotherium* Filh.

Mit Sicherheit endet also die Vorgeschichte der Tragulidae in obiger Fassung im Oligocän. Hierbei bleibt es immerhin fraglich, ob unsere beiden Familien phylogenetisch wirklich zusammen gehören. Wenn dem so ist, können sie, nach der Struktur der Extremitäten zu schließen, nur parallele Zweige gewesen sein. Es sei denn, daß +*Lophiomeryx* Pom. aus dem oberen Eocän Frankreichs mit Recht den +Gelocidae zugezählt wird, was sehr fraglich ist; viel eher fügt sich +Lophiomeryx in den Rahmen der +Hypertragulidae ein (s. diese). Bei Lophiomeryx ist in ursprünglicher Weise der kleine untere $P\frac{-}{1}$ durch ein Diastem von C und $P\frac{-}{2}$ getrennt; $P\frac{-}{4}$ noch mit Andeutung eines ersten konischen Innenhöckers. Daneben wird angegeben, daß die Metatarsalia getrennt seien, die lateralen zwar reduziert, aber vollständig. Wiederholt wurden die Tragulidae mit den Hirschen auch wohl mit Cavicornia in entfernte genetische Beziehung gebracht, wenn auch nicht mehr in dem Sinne wie früher, als man sie den Moschidae verwandt achtete. Wir wissen jetzt, daß Moschus ein Hirsch ist, wenn auch ein primitiver. Eine andere Ansicht hielt die Traguliden nicht für primitiv, sondern für vereinfachte, man könnte sagen, infantile Ruminantia, die sich von diesen abzweigten, nachdem die Tylopoda dies getan hatten [Boas]. Dies läßt sich nicht mehr aufrecht erhalten, seitdem wir wissen, daß der Stamm der Tylopoda nur an seiner weit zurückreichenden Wurzel mit den altweltlichen Ruminantia zusammenhing, im übrigen in Amerika sich entwickelte. Auch hat man die frühere Ansicht, daß +*Leptomeryx* Leidy ein Tragulide sei, fallen gelassen. Er wird jetzt den +*Hypertragulidae* zugerechnet. Vieles spricht dafür, daß die Tragulidae dieser amerikanischen Familie an ihrem Ursprung nahe verwandt sind.

Fig. 378. Gelocus. Carpus und Metacarpus. Nach Kowalewsky. $t+c$ Verschmolzenes Trapezoid und Capitatum; h Hamatum; *II—IV* die entsprechenden Metacarpalia.

III. Überfamilie: **Pecora.**

Mit obigem Namen bezeichnete Linné diejenigen Säugetiere, denen obere Vorderzähne fehlen, deren Füße gespaltene Hufe tragen, die sich von Pflanzen nähren und deren Magen aus vier Abteilungen besteht. Nach Ausschluß der Kamele und Traguliden, welch letztere Linné überhaupt nicht kannte, fallen die Hirsche, Rinder, Antilopen, Giraffen unter obige Definition. Man nennt sie auch wohl Cotylophora im Hinblick auf die polykotyledone Placenta. Es sind die Ungulata, welche heute ihre Blütezeit erleben: modernisierte Endglieder von Stämmen, die weit zurückreichen; nach ihrer Wurzel zu stets mehr konvergieren, aber auch heute noch in ihrem Bau, trotz aller Verschiedenheit, die Merkmale inniger Blutsverwandtschaft zur Schau tragen.

Ihr Haarkleid ist meist anliegend und besteht aus alternierenden Gruppen von mehr als drei Haaren, zuweilen im Bau verschieden, die sich zur Bildung von unechten Bündeln, z. B. beim Rind, vereinigen können. Allgemein treten tubulöse und alveoläre Hautdrüsen auf, die sich vielfach

zu Drüsenkörpern anhäufen können, deren Vorkommen und Lage namentlich durch Pocock (1910) bekannt geworden ist. Am häufigsten liegen sie vor den Augen, wo sie als sub- oder antorbitale Drüsen oder Drüsensäcke in einer Grube des facialen Teils des Lacrymale liegen. Gegen die verwerfliche Bezeichnung dieser Wangengruben als Tränengruben, larmier, ist H. N. Turner bereits 1851 aufgetreten. Drüsenanhäufungen finden sich ferner unter dem Auge (maxillare), hinter den Ohren (postaurikulare), in der Leistengegend (inguinale), an den Extremitäten als sogenannte „Bürsten" am Carpus, Tarsus, Metatarsus oder zwischen den Hufen als Klauendrüsen, endlich am Schwanz bei Ziegen und Hirschen und am Praeputium bei Moschus (vgl. I, S. 33—37).

Die Zahl der funktionierenden Zitzen schwankt zwischen 2 und 4, doch können auch weitere Zitzenrudimente auftreten.

Am Schädel fällt das niedrige, breite, senkrechte, selbst überhängende Hinterhaupt auf. Die Occipitalia überschreiten den Occipitalkamm resp. die Lambdanaht nicht oder kaum (S. 521). Der parietale Teil ist gleichfalls nach hinten gedrängt und in verschiedenem Grade verschmälert durch Ausdehnung der Frontalia, die meist ein Paar Apophysen tragen (Hornzapfen, Rosenstock I, S. 27). Ein Sagittalkamm fehlt. Die Orbita ist verschiedentlich nach hinten verlagert, springt über die Seitenwand des Schädels vor und wird hinten durch einen Knochenring abgegrenzt, entstanden durch Vereinigung der Processus postorbitales des Frontale und Jugale; vorn durch das Jugale und Lacrymale. Dessen facialer Teil ist groß, häufig ausgehöhlt. Über ihm liegt bei vielen eine Ethmoidallücke (Gesichtslücke), welche Maxillare und Nasale trennen kann (S. 521). Letztere beide berühren sich sonst. Als Regel grenzt an das Nasale auch das Intermaxillare, das schwach ist, zahnlos und große Foramina incisiva hat. Das Tympanohyale liegt deutlich zwischen Mastoid und Tympanicum, das zu einer großen oder kleinen Bulla ausgedehnt ist. Letztere ist meist hohl, kann aber auch, wie bei Bos, Knochenzellen enthalten. Stets ist ein tympanaler Gehörgang vorhanden, der entweder geschlossen ist oder nur rinnenförmig und in diesem Fall vervollständigt wird durch das Squamosum, durch dessen Proc. postglenoideus sowie durch den Proc. posttympanicus. Das Mastoid bleibt unbedeckt und wird vom Proc. paroccipitalis begrenzt. Der Unterkiefer hat einen querverbreiterten Condylus und einen abgerundeten Angulus. Die Zahl der Endoturbinalia ist 5, mit 6 Riechwülsten. Von thorakalen Wirbeln sind 13, seltener 14, von lumbalen gewöhnlich 6, seltener 5 oder 4, von sakralen meist 6 vorhanden; die kaudalen Wirbel schwanken ungefähr zwischen 9 und 20. Die Halswirbel sind ausgesprochen opisthocöl, ihre Processus transversi von der Arteria vertebralis durchbohrt; der Processus odontoideus des Epistropheus ist verbreitert und dorsalwärts hohlmeißelähnlich ausgehöhlt (I, Fig. 83). Die Scapula hat eine ausgedehnte knorpelige Suprascapula. Die Ulna ist stets reduziert und liegt hinter dem Radius, der mit dem Triquetrum artikuliert. Das Lunatum ruht zu gleichen Teilen auf dem Capitatum und Hamatum. Wenn ein Trapezoid vorhanden ist, so ist es rudimentär oder mit dem Capitatum verschmolzen (S. 525). Das distale Ende der Fibula bildet ein selbständiges Os malleolare, das mit der Tibia artikuliert. Cuboid und Naviculare bilden ein Knochenstück, das mit den verschmolzenen Cuneiformia II und III artikuliert; Cuneiforme I fehlt. Die Metapodien III und IV verschmelzen zum Kanonenknochen; II und V stehen außer

Gelenkung mit Carpus und Tarsus und sind in verschiedenem Grade unvollständig. Mit Ausnahme von Giraffa sind die distalen Kiele der Gelenkrollen der Metapodien vollständig, also auch auf die Vorderfläche ausgedehnt. Vorder- und Hintergliedmaßen gleich lang.

Im Gebiß $I\frac{0}{3}$ $C\frac{0-1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ fehlen die oberen I stets, der obere C sehr häufig; die unteren I sind spatelförmig und niederliegend, der untere C den I angeschlossen und ihnen gleichend. Kein P ist caniniform. Sie bilden mit den Molaren eine geschlossene Reihe, die von den Vorderzähnen durch ein weites Diastem getrennt ist. Sie sind molariform, somit sämtlich echt tetraselenodont, indem der 5. Höcker (Protoconulus) der Vorfahren verloren ging. Die Backenzähne bleiben brachyodont oder werden in verschiedenem Grade hypselodont, indem sich die Wurzeln erst spät schließen und endlich den Zahn dem prismatischen Typus zuführen können.

Der typisch gebaute Wiederkäuermagen mit seinen vier Abteilungen wurde auf S. 534 ausführlich behandelt. Die Leber ist stets einfach, verhältnismäßig klein; die Gallenblase fehlt bei der Mehrzahl der Cervidae, zuweilen bei Giraffa und unter Cavicornia nur bei Cephalophus.

Die Placenta ist stets eine polykotyledone, daher die Pecora auch Cotylophora heißen; die Zahl der Kotyledonen ist aber eine geringe bei Cervidae, eine große bei Cavicornia; letzteres bei Giraffen nur in den Uterushörnern. Die Zahl der Jungen steigt nur bei Hydropotes auf 4—5, ist sonst eins oder zwei.

Wir zerlegen die recenten Pecora in drei Familien, über deren genealogischen Zusammenhang, nach Behandlung der drei Familien, einige Vermutungen geäußert werden sollen.

1. Familie: **Cervidae.**
(Cervicornia.)

Schlanke, hochbeinige Wiederkäuer mit kurzem Schwanz und anliegendem Haar. Durch starke Ausbildung der präorbitalen Hautdrüse (Crumen) entsteht meist eine Grube auf dem ausgedehnten facialen Teil des Lacrymale. Dieses hat am Orbitalrand zwei übereinanderliegende Tränenlöcher. Eine Ethmoidallücke trennt es vom Anschluß an das Nasale.

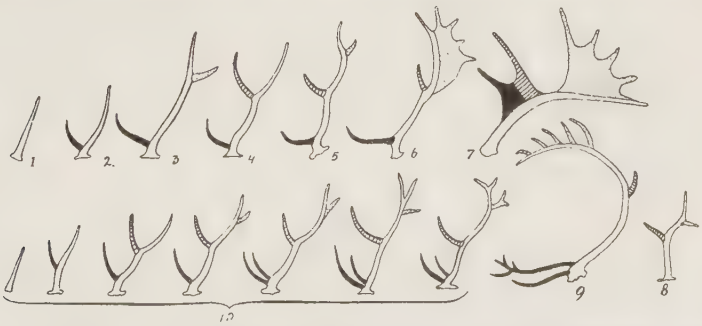


Fig. 379. Geweih von 1 Mazama (Coassus); 2 Hippocamelus (Furcifer); 3 Axis; 4 Rusa; 5 Sika; 6 Dama; 7 Alces; 8 Capreolus; 9 Rangifer; 10 sieben Entwicklungsstadien von Cervus elaphus. In allen Figuren bedeutet: weiß: Stange; schwarz: Augensproß und darüber der Eissproß bei Rangifer (9) und den drei letzten Stadien von C. elaphus (10); gestrichelt: der Mittelsproß; punktiert: der Hintersproß. Zum Teil nach Rörig; 6, 7 und 9 nach der Auffassung von C. Hoffmann, der Drehung der Stange annimmt.

Auch das Jugale dehnt sich weit aus auf die Gesichtsfläche, während das Maxillare hier zurücktritt. Dessen Alveolarfortsatz ist niedrig, entsprechend den brachyodonten Backenzähnen. Die Pneumatisierung des Schädels tritt sehr zurück, beschränkt sich auf Lacrymale, Maxillare und die vordere Partie des Frontale, begibt sich aber nicht in den Rosenstock. Dieser trägt das Geweih: ein solides Knochengebilde, das aus der Haut entstand, insoweit sie den Rosenstock überzieht, jährlich abgeworfen, aber danach wieder erneuert wird und Bd. I, S. 23 ausführliche Besprechung erfuhr; die Punkte, die uns hier interessieren, gibt vorstehende Fig. 379 wieder. Es fehlt nur wenigen Arten (Hydropotes, Moschus) und ist mit Ausnahme vom Renntier auf das Männchen beschränkt. Entsprechend seiner Ausbildung erstrecken sich die Frontalia nach hinten, so daß die parietale Zone auf einen schmalen Streifen reduziert wird. Die Orbita ist groß, seitwärts gerichtet. Das Intermaxillare klein. Bei den amerikanischen Hirschen und bei Rangifer ist der Vomer bis zum Hinterrand des Gaumens verlängert [Rengger 1830]. Die Bulla tympani ist lose mit dem Schädel verbunden; als Regel ist sie klein und von unebenem Äußeren, seltener, wie bei Hydropotes, stark aufgebläht und dann glatt. Sie ist stets hohl. Im Gebiß $\frac{0}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{3}{3}\,\frac{3}{3}$ fehlt nur selten der obere C. Wenigstens der erste obere M ist brachyodont; den dünnen Wurzeln gegenüber setzt sich die Krone durch einen verdickten Wulst ab.

Geographische Verbreitung. Das absolute Fehlen der Hirsche in Afrika südlich von der Sahara ist eine oft hervorgehobene Tatsache. Weiter kam oben schon zur Sprache, wie, nach der Weise der Gruppierung der Hirsche nach Brooke, die telemetacarpalen auf die Neue Welt beschränkt sind, mit Ausnahme von Capreolus und Hydropotes, sowie von Rangifer und Alces, welche beide letztere der borealen Zone der Alten und Neuen Welt angehören. Umgekehrt sind die plesiometacarpalen Hirsche altweltlich; denn der Wapiti, Cervus canadensis, ist zweifelsohne ein junger asiatischer Immigrant in Nord-Amerika. Abgesehen hiervon bewohnen im übrigen die Arten von Cervus eine breite Zone vom Mittelmeergebiet bis Japan, in der übrigens auch Capreolus auftritt. Ferner im Westen Dama, im Osten Sika (Pseudaxis) und Elaphurus. In Süd-Ost-Asien schließt sich hieran Muntiacus (Cervulus), Rusa, Rucervus, Axis und Hyelaphus an. Unnötig ist es, hervorzuheben, daß Australien, Neu-Guinea und Madagaskar Hirsche fehlen. Rätselhaft bleibt es, warum die Hirsche nicht auch nach Zentral- und Süd-Afrika einwanderten, es sei denn, daß man annehmen wolle, daß der Bestand an gleichartig lebenden Herdentieren, wie die Antilopen, keine Hirsche aufkommen ließ.

Taxonomie.

1. Unterfamilie: **Moschinae.** Geweihlos. Dem Lacrymale fehlt eine präorbitale Grube; auch hat es nur einen Tränenkanal. Processus nasalis des Intermaxillare reicht längs dem Nasale bis zum Frontale. Die oberen C des Männchens sind beständig wachsende, große Hauer. Vom Metacarpus und Metatarsus II und V sind nur die distalen Enden vorhanden, welche kräftige Digiti (Afterzehen) tragen. Sämtliche Zehen sehr spreizbar; die dadurch erzielte weite Sohlenfläche sichert den Schritt eines Hochgebirgstieres. Konglobierte Hautdrüsen treten beim Männchen am Schwanz (wie bei manchen Hirschen) und als Moschusbeutel kurz vor der Präputialöffnung auf. Eine

präorbitale Drüse fehlt. Die Moschustiere wurden früher den Tragulinen zugerechnet, wenigstens sah man Schwierigkeiten, dem Beispiel Flowers, Rütimeyers u. a. zu folgen und sie den Cervidae anzuschließen. Die Abweichung von diesen, auch insofern als die Moschustiere eine Gallenblase und einen fadenförmigen Anhang der Urethralöffnung des Penis haben, gab Garrod gar Anlaß, sie den Bovidae zu nähern. Manche, wie Pocock, geben ihnen den Rang einer eigenen Familie zwischen Cervidae und Bovidae. Offenbar ist die einzige Gattung Moschus L. eine altertümliche Form *M. moschiferus* L., vom Hochgebirge des Himalaja und Zentral-Asiens bis Korea, wird des Moschus wegen gejagt. Als lokale Rassen treten im westlichen China *M. sifanicus* Büchn., in Korea *M. parvipes* Hollister auf.

2. Unterfamilie: **Cervinae.** Die echten Hirsche haben gegenüber den Moschustieren 2 Foramina lacrymalia, eine präorbitale Drüse[1]) und dementsprechend eine präorbitale Grube. Weitere konglobierte Drüsen an Carpus, Tarsus, Metatarsus können vorkommen; auch an der Zwischenklauenhaut[2]) und am Schwanz; fehlen aber am Praeputium. Mit Ausnahme von Hydropotes ein Geweih beim Männchen, das nur bei Rangifer beiden Geschlechtern zukommt. Obere C des Männchens nur bei Hydropotes, Muntiacus und Elaphodus hauerartig, sonst klein oder fehlend. Gallenblase fehlt. Penisspitze nicht fadenförmig verlängert; nur bei Odocoileus verschmilzt der Präputialsack nicht mit der Bauchhaut, sondern erhält Selbständigkeit und hängt vor dem Scrotum herab.

Sie lassen sich mit Brooke nach dem Verhalten der Metapodien in zwei Gruppen verteilen. Während die seitlichen Metatarsalia völlig verschwunden sind, erhält sich bei den *Telemetacarpalia* von den Metacarpalia der Seitenfinger II und V das distale Stück und die Phalangen, die gut ausgebildet sind; das proximale Stück aber ist in verschiedenem Grade bis auf einen nodulären Rest reduziert, der meist mit den zu einem Kanonenknochen vereinigten Metacarpale III und IV verschmilzt. Der Grad der Reduktion hält nach Leisewitz (1927) nicht Schritt mit der Ursprünglichkeit der Art. Das Umgekehrte hat bei den *Plesiometacarpalia* statt. Mit dieser Verteilung soll nichts ausgesagt werden über deren genetischen Zusammenhang. Dieser bedarf weiterer Forschung; um so mehr als diese Gruppenverteilung nur teilweise übereinstimmt mit der geographischen Verbreitung. Das gilt auch für weitere Merkmale, welche in Anwendung kommen für eine Übersicht über die neuerdings etwa 230 beschriebenen Spezies und Subspezies. Von diesen Merkmalen nenne ich nur die Form der Klauen; den Vomer, der entweder normal kurz ist oder sich bis zum Hinterrand des Gaumens ausdehnt und das hintere knöcherne Nasenloch teilt; endlich der Aufbau des Geweihs. Diese Merkmale sind namentlich von Pocock verwandt zur Bildung von Unterfamilien. Von diesen werde ich weiterhin nur die repräsentativen Genera nennen. Für weitere Details sei auf den „Catalogue" von Lydekker verwiesen.

a) *Telemetacarpalia.* Die Metacarpalia der Seitenfinger sind proximal reduziert auf einen nodulären Rest, der meist mit den zum Kanonenknochen verschmolzenen Metacarpale III und IV verschmilzt. Das distale Stück und die Phalangen sind aber gut ausgebildet. Meist (ausgenommen Capreolus, Alces und Hydropotes) setzt sich der Vomer soweit nach hinten fort, daß er das hintere, knöcherne Nasenloch teilt. Es scheint, daß diese

1) Sie fehlt nur bei Capreolus und Pudu.
2) Fehlen bei Pudu.

Gruppe eine „langballige“ [Nitsche] Klauenform hat, d. h. der langgestreckte Zehenballen dehnt sich bis in die Sohlenspitze aus und beschränkt das Sohlenhorn auf einen schmalen Saum [Eber].

Abgesehen von Rangifer und vielleicht Alces — die Spießhirsche sind von selbst ausgeschlossen —, ist das Geweih ein gabelförmiges ohne Augensproß.

Hydropotes Swinh. (Hydrelaphus Lyd.) mit der einzigen ostchinesischen Art *H. inermis* Swinh. Geweihlos, Männchen mit großem Eckzahn. Bulla tympani groß. Lacrymale mit tiefer Grube. Kleiner als das Reh. Backenzähne hypselodont. Kleine Tiere mit kurzem Schwanz und brauner Hautdecke, in der Jugend mit reihig angeordneten weißen Flecken.

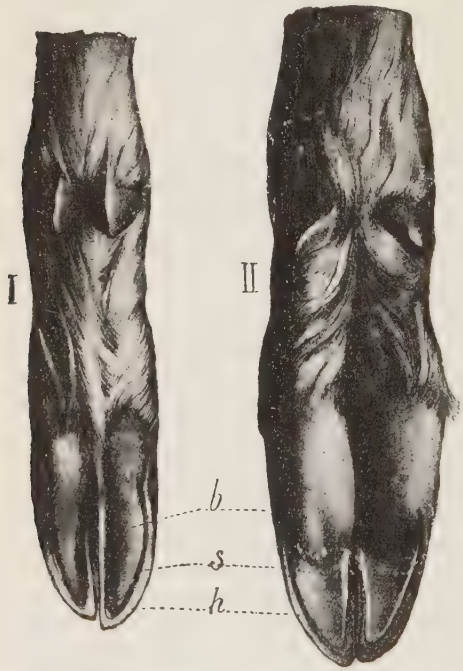


Fig. 380. Sohlenfläche des Fußes: I vom Reh, „langballig“; II vom Edelhirsch, „kurzballig“. *b* Zehenballen; *s* Sohlenhorn; *h* Hornschuh. Nach Eber.

Im Bau des Vomer schließen sich Capreolus und Alces hieran an. Die oberen C klein oder fehlend; tarsale, metatarsale und Klauendrüsen und ein Geweih vorhanden.

Bei Capreolus H. Sm. hat das Geweih, das den Kopf kaum um das Doppelte überragt, eine rauhe, körnige Stange mit kurzem Mittel- und Hintersproß, ein Augensproß fehlt (Fig. 379, *δ*). Keine Eckzähne. Präorbitaldrüsen rückgebildet, tarsale Drüse vorhanden. Schwanz rudimentär. Beim Reh, *C. capreolus* (L.), entsteht durch Bildung weiterer Hintersprossen aus dem eben angedeuteten „Sechser“ der „Achter“ und als höchste Stufe der „Zehner“. Dessen Gehörn besteht aus der Mittelsprosse, einer Endgabel und einer hinteren Nebengabel. In einzelnen Fällen können alte Weibchen in vorgerücktem Alter Geweihbildung zeigen, aber nur von unbedeutender Größe. Solche „gehörnte Rieken“ sind zu unterscheiden von stärkerer Geweihbildung bei hermaphroditischen oder pseudo-hermaphroditischen Individuen mit männlicher Richtung [Boas]. Die Brunstzeit fällt in den Juli und August; daß trotzdem erst im Mai ein bis zwei, ausnahmsweise drei gefleckte Junge geworfen werden, steht in Verbindung mit der monatelangen Ruhepause in der Entwicklung, die nach der Furchung des Eies eintritt (I, S. 400). Vom Mittelmeer bis zum 58.° nördl. Br. über Europa bis Persien verbreitet. Hieran schließt an das Reh Nord- und Zentral-Asiens: *C. pygargus* Pall. Die Mandschurei wird durch *C. bedfordi* Thom. bewohnt.

Alces Gray., *A. alces* L. (machlis Ogilby). Elen, Elch. Größte Hirschart mit ungeheurem Geweih in Gestalt einer flachen Schaufel mit

geteiltem Rande, selten gegabelt. Ihre untere Abteilung entspricht dem verbreiterten Mittelsproß, ihre größere obere dem verbreiterten Stangenende. Nach dieser Auffassung fehlt ein Augensproß (Fig. 379). Eckzähne fehlen oder sind rudimentär. Präorbitaldrüsen klein ebenso wie die tarsalen und metatarsalen Drüsen. Männchen mit kleinem langbehaarten Kehlsack, der birnenförmig herabhängt. Die breite, viereckig abgerundete Oberlippe und stark verbreiterte Nase mit großen Nasenlöchern über die Unterlippe herabhängend. Verbreitungsgebiet cirkumpolar, in Europa wie beim Renntier, aber südlicher bis in Süd-Skandinavien, Litauen, wogegen der Elch früher weiter verbreitet war und westlich bis in die Niederlande reichte. Bei den verschiedenen Rassen der Elche Nord-Amerikas, als Moose bekannt, scheint das Geweih stets durchaus schaufelartig zu sein.

Die übrigen telemetacarpalen Hirsche haben einen langen Vomer, der das hintere Nasenloch teilt. Von diesen schließt sich zoogeographisch an Alces das cirkumpolare Renntier RANGIFER H. Sm. an. Beide Geschlechter haben obere Eckzähne und ein Geweih, dessen lange, gebogene Stange einen, wenigstens auf einer Seite verzweigten Augensproß und darüber einen verzweigten Eissproß trägt. Die Stange selbst endet mit mehreren Zinken. Laterale Hufe groß, weit spreizbar. Klauendrüsen vorhanden. Der Nasenspiegel der Hauptsache nach behaart, so daß nur ein nackter Lippenrand bewahrt ist. *R. tarandus* L., Renntier, wild und gezähmt. Aus dem Plistocän Europas bis zu den Pyrenäen und Alpen bekannt. Die ostasiatischen und nordamerikanischen zahlreichen Rassen, letztere als Caribu bekannt, verteilt Lydekker in solche des Wald- oder des tundraartigen Gebietes.

Bei den übrigen telemetacarpalen Hirschen ist das Geweih, sofern es nicht einfach spießförmig ist, dichotomisch gegabelt und ohne Augensproß. Es sind auf die Neue Welt beschränkte Hirsche. Unter diesen steht abseits der Zwerghirsch der chilenischen Andes: PUDU Gray, *P. pudu* Mol., mit kurzem spießförmigen Geweih, grobem brüchigen Haarkleid, ohne tarsale und metatarsale Drüsen, im Tarsus mit verschmolzenen Naviculare, Cuboid und Ectocuneiforme. Ein verwandtes Subgenus ist PUDELLA Thom. von Ecuador.

In den übrigen, ausschließlich amerikanischen telemetacarpalen Hirschen ist das Ectocuneiforme vom Naviculo-Cuboid getrennt. Sie haben ihren Repräsentanten in ODOCOILEUS Raf. (Cariacus Less.), unter welchem Namen Brooke sämtliche Arten vereinigen möchte, während man neuerdings kaum Genüge nimmt mit den 6 Genera, in die sie aufgelöst sind.

In ODOCOILEUS Raf. ist das Geweih kompliziert gebaut, metatarsale und tarsale Drüsen sind vorhanden. Das Jugendkleid ist gefleckt. Verbreitung von Alaska bis Peru und Nord-Brasilien. Diese gilt für die entsprechend zahlreichen lokalen Rassen von *O. virginianus* Bodd. mit langem auf der Unterseite weißem Schwanz und mäßig großen Ohren. Beschränkte Verbreitung in den Vereinigten Staaten haben *O. hemionus* Raf. von Dakota bis Texas und *O. columbianus* Rich.; beide mit kürzerem Schwanz und sehr langen Ohren. Von den drei auf Zentral- und Süd-Amerika beschränkten Genera BLASTOCERUS Sundev., HIPPOCAMELUS Leuck. (Furcifer Wagn.) und MAZAMA Raf. (Coassus Gray) ist das letzte ausgezeichnet durch geringe Größe, ein ungegabeltes Spießgeweih, obere C zuweilen beim Männchen vorhanden.

Sehen wir ab vom Renntier und Elen, die dem nördlichsten Teil der nördlichen Hemisphäre angehören, so kommt der Alten Welt von telemetacarpalen Hirschen nur Capreolus und Hydropotes zu, alle übrigen gehören

ausschließlich der Neuen Welt an. Dies wird noch auffallender, wenn wir auf die Verbreitung der plesiometacarpalen Hirsche achten.

b) *Plesiometacarpalia.* Die Metacarpalia der Seitenfinger persistieren proximal als griffelförmige Knochen. Vomer setzt sich nicht nach hinten fort, um das hintere knöcherne Nasenloch zu teilen; das Intermaxillare verbindet sich fast stets mit dem Nasale [Garrod]. Soweit bekannt, ist die Klaue „kurzballig", d. h. der Zehenballen geht bereits im zweiten Drittel der Klauensohle in das Sohlenhorn über, aber ohne scharfe Grenze (Fig. 380).

Unter ihnen bilden die **Muntiacini** (Cervulinae) eine kleine, auf Südost-Asien beschränkte Gruppe, charakterisiert durch auffällig langen Rosenstock, der leistenartig über die Orbita zieht, sowie durch kleines Geweih, das entweder unverzweigt ist oder nur einen kurzen Augensproß hat. Orbita und Lacrymale sehr groß, letzteres mit großer, runder Grube für die ausgedehnte präorbitale Drüsentasche. Das Männchen hat einen weit vor-

Fig. 381. Schädel vom erwachsenen Muntiacus muntjac ♂.

ragenden Eckzahn. Sie unterscheiden sich ferner durch das Fehlen von Phalangen in den lateralen Digiti (Afterzehen) und durch Verschmelzung des Naviculo-cuboideum mit dem Meso- und Ecto-cuneiforme. In Nord- und Ost-China ist diese Gruppe kleiner Hirsche vertreten durch ELAPHODUS A. M. Edw. mit unverzweigtem Spießgeweih, das kaum über den hohen Haarschopf auf dem Scheitel hervorragt. Im südlichen China, namentlich aber im ganzen südöstlichen Asien MUNTIACUS Rafin. (Cervulus Blainv.) mit verzweigtem Geweih. Von den sechs beschriebenen Arten ist *M. muntjac* (Zimm.) von Kaschmir über Indo-China, Vorderindien, Ceylon und die Großen Sunda-Inseln verbreitet.

Alle jetzt noch übrigbleibenden Hirsche stellen eine homogene Abteilung dar, die man als **Cervini** zusammenfassen kann. Ihr Geweih erhebt sich stets über die niedere Stufe einer Gabel und hat einen kurzen Rosenstock; die oberen C sind klein oder fehlen; die Cuneiformia sind getrennt vom Naviculo-cuboideum. Im übrigen bieten sie Verschiedenheiten dar, in Körpergröße, Farbe, oberen Canini, „Bürsten" an den Extremitäten

usw., die Anlaß wurden, die überaus zahlreichen Vertreter, welche die Alte Welt bewohnen, in Gruppen zu zerlegen, denen man generische Namen zuteilte. Die wichtigsten derselben, sowie ganz einzelne Arten sollen genannt werden. — CERVUS L. p. p. (Elaphus H. Sm.). Das Geweih hat oberhalb der Augensprosse eine zweite: eine „Eissprosse", ferner eine Mittelsprosse, geteilte Hintersprosse, die mit dem gleichfalls geteilten Stangenende die Krone bildet. Obere C vorhanden. Im oberen Drittel des Hinterlaufs eine „Bürste"; Unterseite des Schwanzes mit Drüsen (I, Fig. 22). In Europa und Klein-Asien: *C. claphus* L., Edelhirsch. Lebt in Rudeln; Brunstzeit September und Oktober; im Mai werden ein, selten zwei einfarbige Junge geworfen. Im ersten Winter wird das Männchen (Hirschkalb) ein Spießer oder Hirsch vom 1. Kopf, im zweiten: Gabelhirsch, dann Sechsender, indem zum Augensproß der Mittelsproß gekommen ist. Beim Achtender tritt der Hintersproß; beim Zehnender der Eissproß hinzu. Der Fortschritt der Endenzahl ist mit den Jahren kein regelmäßiger, einzelne Stufen können übersprungen oder wiederholt werden [Blasius]. Zerteilung des Stangenendes führt zur Bildung der Krone und schließlich zum Zwanzigender und weiteren Namen der Jägersprache. Der nordafrikanische *C. barbarus* Bennet ist eine Varietät. Von außereuropäischen Arten ist zu nennen: *C. canadensis* Erxleb., der Wapiti, als einziger plesiometacarpaler Hirsch der Neuen Welt, außer den zirkumpolaren Rangifer und Alces. Dies findet seine Erklärung in seinem asiatischen Ursprung, den Zentral- und Nordostasiatische Rassen bezeugen.

Als Untergattungen von Cervus L. haben zu gelten RUSA H. Sm., der den größten Teil des orientalischen Gebietes bewohnt und dementsprechend in zahlreichen Lokalformen auftritt. Die größte Festlandform Vorder- und Hinterindiens bis Formosa und den Philippinen ist *R. unicolor* Kerr (aristotelis Cuv. und equinus Cuv.). Verschiedene insulare Formen verbreiten sich über den malaiischen Archipel; darunter die Zwergform *R. kuhli* (Müll. u. Schleg.) einzig von der Insel Bawean. Südost-Asien wird durch RUCERVUS Hodgs. bewohnt; der südöstliche Teil der holarktischen Region, speziell China und Japan durch SIKA Sclat. (Pseudaxis Gray). Trotz seines abweichenden Geweihes gehört auch der nord-chinesische ELAPHURUS A. M. Edw. mit der einzigen Art *E. davidianus* A. M. Edw. hierher. Er läßt sich denn auch mit dem Edelhirsch kreuzen. Zur Zeit nur in Gefangenschaft gezüchtet bekannt, ist es wohl nur Folge der Domestikation, wenn er imstande ist, sein Geweih zweimal im Jahr zu wechseln [Lydekker].

Selbständiger steht AXIS H. Sm. Der Rosenstock ist über der Orbita abgeplattet, die Geweihstange gebogen mit Augensproß und nach hinten gedrehtem Mittelsproß. Obere C nur beim Männchen vorübergehend vorhanden; Backenzähne hypselodont. *A. axis* Erxl. Weißgefleckter Hirsch Vorder-Indiens. Nahe verwandt ist HYELAPHUS Sundev., *H. porcinus* Zimm. ist der gemeinste Hirsch ebenfalls Vorder-Indiens, der aber über Birma, Annam bis zu den Philippinen reicht.

DAMA H. Sm. Geweih mit Augensproß, Mittelsproß und flacher Endschaufel, die vielleicht den Hintersproß enthält, mit nach hinten gerichteten Enden. Oberer C fehlt. Backenzähne kurz. *D. dama* L., Damhirsch, bewohnte im Plistocän auch das südwestliche Europa bis Belgien und Holland. heutzutage nur die Mittelmeerländer, von wo er in Nord-Europa eingeführt wurde.

Unrichtigerweise hat man den ausgestorbenen Riesenhirsch †*Alce giganteus* Blumenb. (Cervus megaceros Auct.), der mit dem Diluvialmenschen in Europa zusammenlebte und namentlich in den Torfmooren Irlands in vollständigen Exemplaren angetroffen wird, in die Verwandtschaft von Dama gebracht. Er weicht durchaus ab durch Telemetacarpalie kombiniert mit langem Vomer, fehlenden oberen C und stark reduzierter lacrymaler Grube [Lönnberg 1906]. Sein horizontales Schaufelgeweih spannte über 3 m.

Vorgeschichte der Cervidae.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Aus den tertiären und plistocänen Ablagerungen Eurasiens, in geringerem Grade aus Amerika, sind viele Reste von echten Cerviden bekannt geworden. Ihre systematische Unterscheidung und stammesgeschichtliche Gruppierung hat große Schwierigkeiten bereitet und ist trotz eingehender Untersuchungen, von denen namentlich aus den letzten Jahren einige wichtige vorliegen, durchaus noch nicht so weit vorgeschritten, daß wir ein befriedigendes Bild über die fossilen Vertreter dieser Familie und ihrer Zusammenhänge mit den lebenden Gattungen gewinnen könnten.

Die ältesten Reste von Cerviden sind aus dem unteren Miocän Europas bekannt geworden, doch ist es wahrscheinlich, daß sie dorthin von Asien gelangt sind. Im oberen Miocän und im Pliocän waren sie in Ost-Asien häufig und sind aus Ablagerungen dieser Zeit auch aus Nord-Amerika nachgewiesen.

Die Schwierigkeiten der systematischen und phylogenetischen Bestimmung der Reste fossiler Cerviden liegen vor allem darin, daß zumeist Geweihreste gefunden worden sind, die schwer oder gar nicht mit den fossilen Gebissen in Zusammenhang gebracht werden können, so daß sich die Systematik der fossilen Cerviden entweder auf die Geweihreste oder auf das Gebiß stützen muß. Dazu kommt aber, daß die Backenzähne der Cerviden nur in geringem Grade geeignet sind, schärfere Unterscheidungen von Unterfamilien, und noch weniger solche von Gattungen, zu gestatten, so daß sich die meisten Forscher bei ihren Untersuchungen die Unterschiede der Geweihformen als Grundlage wählten und versuchten, die verschiedenen Gebißtypen, so gut es gehen wollte, diesen Geweihtypen einzuordnen. Auf die bei der Unterscheidung der recenten Cerviden für wichtig betrachtete Telemetacarpalie oder Plesiometacarpalie kann bei der großen Seltenheit gut erhaltener Gliedmaßenreste fossiler Cerviden überhaupt keine Rücksicht genommen werden. So ist die Systematik der fossilen Cerviden heute im wesentlichen auf Grund der Geweihformen aufgebaut und läßt sich nur unvollkommen mit der Systematik der recenten Cerviden in Deckung bringen.

Sicher ist es jedoch, daß wir trotz dieser gewiß nur einseitigen Bewertung und Beurteilung des fossilen Materiales einzelne geschlossene Verbände herauslösen können. Zu diesen gehört zunächst die Unterfamilie der **Cervulinae** (Muntiacinae) oder Muntjakhirsche.

Der älteste und zugleich primitivste Vertreter der Cervulinen ist der im Untermiocän Europas und Japans nicht allzu seltene †*Amphi-*

tragulus Pomel, von dem nicht nur Schädelreste, sondern auch Gliedmaßenreste gefunden wurden, die Rudimente der Seitenmetapodien nebst den dazugehörenden Phalangen aufweisen. Der geweihlose Schädel besitzt weder eine Lacrymalgrube noch eine Ethmoidallücke. In den unteren Molaren tritt die für primitive Cerviden sehr bezeichnende „Paläomeryxfalte" (Fig. 382) auf, die in einer Schmelzfaltenbildung an der Hinterseite des Vorderjoches oberhalb des in das Tal zwischen beiden Jochen vorspringenden Außenpfeilers besteht. Bei der sich enge an + Amphitragulus anschließenden Gattung + *Dremomeryx* E. Geoffr. aus dem Untermiocän Deutschlands und Frankreichs sind die seitlichen Metapodien nur mehr in Gestalt von dünnen, proximal ausgebildeten Griffeln vorhanden. An diese Gattungen schließt sich im Miocän Europas + *Palaeomeryx* Meyer an, der einige bereits die Größe des Edelhirsches erreichende stattliche Formen wie P. eminens Meyer umfaßt. + P. Kaupi und + P. Bojani waren kleiner. Der Schädel von + P. eminens und anderer großer Arten aus dem mittleren und oberen Miocän war geweihlos.

Dagegen tritt uns in der zuerst im Mittelmiocän Europas erscheinenden Gattung + *Dicrocerus* Lartet ein Hirsch entgegen, dessen Stirnbeine mit einem allerdings zunächst einfachen, dann aber auch als „Gabler" entwickelten Geweih geziert sind, das einem hohen Rosenstock aufsitzt. Ur-

Fig. 382 Zweiter unterer Molar von Dicrocerus furcatus Hensel aus dem Miocän von Steinheim (Württemberg). *pa* „Palaeomeryx-Falte" an der Außenseite des Vorderjochs. Nat. Gr. Nach M. Schlosser.

sprünglich wurde das Geweih nicht gewechselt; im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte innerhalb der Gattung + Dicrocerus kam es jedoch zu einem Abwurf der Geweihe. Schlosser (1924) tritt den Ausführungen Hilzheimers (1922), daß + Dicrocerus kein Muntjakhirsch gewesen sei, sondern der Unterfamilie der Cervinae eingereiht werden müsse, entgegen und betrachtet den viel weiter nach vorne auf die Stirnbeine sich ausdehnenden Rosenstock von Muntiacus (Cervulus) muntjac im Gegensatze zu dem weiter hinten mit zylindrischer Basis entspringenden Rosenstock von + Dicrocerus als eine spezialisierte Bildung, die ganz gut von den miocänen Gattungen abgeleitet werden kann. Zdansky (1925) läßt die Frage unentschieden und deutet an, daß vielleicht beide Gattungen (Muntiacus (Cervulus) und + Dicrocerus) auf gemeinsame, noch unbekannte Ahnen zurückverfolgt werden müßten. Dies ist ein Beispiel für die noch herrschende große Unsicherheit in der systematischen Beurteilung dieser tertiären Hirsche. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehören noch mehrere andere Gattungen aus dem jüngeren Tertiär in die Verwandtschaft der Muntjakhirsche, wie + *Micromeryx* Lartet (Miocän Deutschlands und Frankreichs), „+ *Cervavus*" Schloss. (Pliocän Chinas und Nebraskas), + *Eostyloceros* (aus dem Obermiocän Chinas von Zdansky beschrieben) usf.

Nach Schlosser (1924) würde es sich empfehlen, die + Palaeomerycinae als selbständige Unterfamilie von den Cervulinae loszulösen; in ihr würde das lebende Reh (Capreolus) wurzeln und als eine Form, die dieser Wurzel des Rehstammes nahesteht, käme nach Schlosser u. a. + Procervulus aurelianensis Gaudry aus dem Orléanais Frankreichs in Betracht. Aus diesen Formen wäre dann einerseits die Unterfamilie der

echten Muntjakhirsche (Cervulinae), andererseits die Unterfamilie der Rehe (Capreolinae) hervorgegangen. Für diese Ansicht spricht der Fund eines Rehes im Unterpliocän Ungarns (+Capreolus Loczyi Pohlig), dessen Geweih ausgesprochenen Rehtypus aufweist, während das Gebiß noch dem Palaeomeryxtypus angehört und auch eine starke Palaeomeryxfalte in den unteren Backenzähnen besitzt.

Eine weitere, besonders aus dem Pliocän Rußlands und aus dem Obermiocän Chinas bekannt gewordene Gruppe von Hirschen gehört der Hipparionenfauna an (die in Asien, als in ihrem Ursprungsgebiet, geologisch älter ist als in Europa). Die als Unterfamilie ausgeschiedene Gruppe ist die der +**Pliocervinae.** Hierher gehören die Gattungen +*Cervocerus* Khom. (+C. Novorossiae Khomenko = +Damacerus Bessarabiae Khom.), +*Procervus* Alexejew (+P. variabilis Alex.) aus dem Pliocän Süd-Rußlands, +*Procapreolus* (+Pr. latifrons Schlosser) aus dem Obermiocän Chinas, +*Cervavitus* (+C. tarakliensis Khomenko) aus dem Pliocän Rußlands usw. Fast alle Hirschzähne aus den Hipparionschichten

Fig. 383. +Polycladus Sedgwicki Falconer. Oberpliocän des Val d'Arno, Oberitalien. Ein Endsproß ist ergänzt.

Chinas besitzen den Typus der Gattung „+Cervavus", die nur auf die Merkmale des Gebisses errichtet wurde. Diese „Gattung" stellt daher wohl, wie Zdansky mit Recht hervorhebt, nur eine bestimmte, von verschiedenen Stammesreihen unabhängig durchlaufene Entwicklungsstufe des Gebisses der Hirsche dar und sollte wohl aus der Literatur verschwinden, da sonst immer wieder in solchen Fällen Behauptungen von einer „polyphyletischen" Entstehung von Gattungen oder anderen systematischen Kategorien auftreten können.

Die Gruppe der sogenannten „echten" Hirsche umfaßt sicher mehrere unabhängig voneinander entwickelte Stämme, die man noch in der Unterfamilie **Cervinae** zusammenzuhalten pflegt, obwohl es richtiger wäre, sie auch systematisch schärfer voneinander zu trennen. Die Unterfamilie der Rehe (Capreolinae) ist ja wohl schon von den Cervinae losgelöst worden (Schlosser 1924), aber das gleiche müßte auch bezüglich des Stammes der Elche, der Damhirsche, der Rothirsche oder Edelhirsche sowie bezüglich der nordamerikanischen Hirsche geschehen. Die „echten" Hirsche spielen seit dem oberen Pliocän eine immer ansteigende Rolle; im oberen Pliocän

erscheint in der Auvergne und in Bessarabien die Gattung +*Polycladus* mit +P. ramosus Croizet et Jobert, in England +P. Sedgwicki Falconer, der durch ein außerordentlich reich verzweigtes Geweih gekennzeichnet ist. Aus dem Pliocän des Val d'Arno (Oberitalien) ist ein vorzüglich erhaltener Schädel bekannt (Fig. 383), der durch die starke und eigenartige Verzweigung des Geweihs bemerkenswert ist.

Vertreter der Gattung *Elaphus* H. Sm., zu der der europäische Edelhirsch gehört, sind aus dem Oberpliocän Europas bekannt; bei +Elaphus tetracerus Boyd Dawkins aus dem jüngsten Pliocän der Auvergne und dem Red Crag Englands fällt die gerade gestreckte Form der Sprossen auf (Fig. 384). Daneben sind von Croizet und Jobert mehrere Arten unterschieden worden, deren spezifische Unterschiede einer erneuten Prüfung bedürfen.

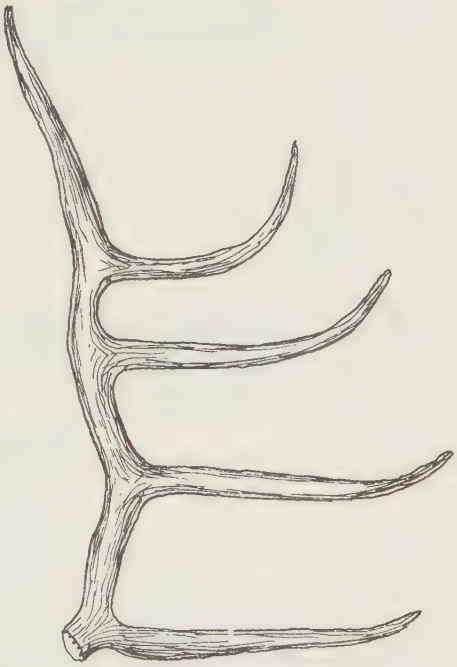


Fig. 384. +Elaphus tetracerus Dawkins, aus dem Oberpliocän von Peyrolles, Frankreich. — Nach einem Geweih im Brit. Museum, London. $^1/_{10}$ nat. Gr.

Das Renntier erscheint erst im Plistocän in Europa und hat sich als Jagdtier der Menschen bis in die Postglazialzeit in Mitteleuropa erhalten.

Im Plistocän Europas lebten ferner gewaltige Elche. Die eine Art, eine Steppenform, +Alces latifrons Dawkins, ist in den letzten Jahren durch zahlreiche vorzügliche Schädel- und Geweihfunde im Altplistocän von Mosbach bei Wiesbaden, Deutschland (Museum in Mainz) genauer bekannt geworden; sie ist von dem schon in der Eiszeit Europas nachgewiesenen, heute noch lebenden Waldelch (Alces palmatus) durchaus verschieden gewesen.

Die Damhirsche sind im Pliocän und Plistocän Europas durch +Dama Browni Dawkins vertreten. Die Reste nordamerikanischer fossiler Hirsche haben einstweilen nur geringe Beiträge zur Stammesgeschichte der amerikanischen Formen geliefert.

Die +Riesenhirsche sind ein auf das Plistocän beschränkter Stamm der echten Hirsche und lassen sich heute noch nicht mit Sicherheit an einen tertiären Hirschtypus anschließen (vgl. S. 574). Ein einziger Fund macht es wahrscheinlich, daß Vertreter der Ahnengruppe der Riesenhirsche schon im oberen Pliocän in Europa lebten; dies ist ein Geweih aus den (oberpliocänen oder? unterpliocänen) Schichten von Cortiglione Monteferrato in Oberitalien, das einen altertümlichen Typus der Riesenhirsche repräsentiert. Die Form des Geweihes, das als +Cervus pliotarandoides von Alessandri beschrieben wurde, erinnert, wie schon der Name bezeichnen

soll, etwas an die Geweihform des Renntiers. Der Augensproß ist jedoch nur als starker Knopf ausgebildet, und in der Lage, Form und Biegung des Eissprosses gleicht das Geweih vielmehr dem der altdiluvialen †Megaceriden als dem des Renntiers. W. Soergel (1927) stellt daher diesen Rest in die unmittelbare Nähe des altdiluvialen †Riesenhirsches, der unter dem Namen †Cervus megaceros verticornis von Dawkins beschrieben worden ist. Neben diesem nur mit Vorbehalt als oberpliocän datierten Geweih eines Riesenhirsches treten uns jedoch aus dem englischen Red Crag Cervidenreste entgegen, die mit einem größeren Grade von Wahrscheinlichkeit der obersten Abteilung des Pliocäns eingegliedert werden können und dafür sprechen, daß zu dieser Zeit der Beginn der großen, in der Eiszeit immer rascher aufeinanderfolgenden Einwanderungswellen von Asien her

Fig. 385. Schädel und Geweih von †Cervus megaceros Hart. aus dem Plistocän von Galkina, Gouvernement Perm, Rußland. Geweihauslage 2,56 m. Nach Marie Pavlow, 1906.

stattfand. Auch die Riesenhirsche scheinen, nach den eingehenden Darlegungen Soergels, Tiere gewesen zu sein, die mit den sie begleitenden Eiszeitelefanten vom Typus des †Elephas trogontherii Pohlig die Vorliebe für offene Gelände mit vorherrschendem Steppencharakter geteilt haben, und dies stimmt damit überein, daß echte Riesenhirsche in ausgesprochenen eiszeitlichen Waldfaunen vollständig fehlen.

Die Unterscheidung der verschiedenen Riesenhirscharten leidet unter den gleichen Schwierigkeiten wie die systematische Unterscheidung der fossilen Hirsche überhaupt, da bis jetzt durchaus nicht in allen Fällen sichergestellt ist, ob und inwieweit die gefundenen Gebisse mit den von ihnen getrennt gefundenen Geweihen zusammengehören. So z. B. ist eine Unterscheidung der Gebisse des Maral und des †Cervus megaceros außerordentlich schwierig, während die Geweihformen sehr verschieden sind; solche Fälle haben es mit sich gebracht, daß das Schwergewicht der Be-

schreibung und Unterscheidung der eiszeitlichen Riesenhirsche auf dem Vergleiche der Geweihformen liegt. Am wichtigsten ist bei der Unterscheidung plistocäner Cervidengebisse immer die Gestalt der beiden letzten Prämolaren des Unterkiefers, und die wichtigsten Merkmale trägt der letzte untere Prämolar zur Schau, während die Molarenformen der jüngeren Hirsche überhaupt sehr einheitlich sind. Im letzten unteren P von Cervus megaceros aus den diluvialen Kiesen von Süßenborn in Deutschland (Fig. 386) ist von den vier Schmelzschlingen, die von der Außenwand des Zahns lingualwärts vorspringen, die zweite Schmelzschlinge (von vorne gezählt) noch nicht so stark ausgebildet wie bei jüngeren Riesenhirschen und Edelhirschen. Das bis heute bekannt gewordene Material von Geweihresten eiszeitlicher Riesenhirsche zeigt folgende Entwicklungsstufen. Das Geweih wird allmählich größer, massiger, das Oberende erhält eine schaufelartige Verbreiterung und die Zahl der Sprossen nimmt zu. Die wichtigsten Veränderungen lassen sich an dem untersten Sproß (Augensproß) verfolgen. Bei den jüngeren Riesenhirschen (z. B. bei dem irischen, + Cervus megaceros hibernicus Owen) setzt der Augensproß mit seiner Basis knapp oberhalb der Geweihbasis an und ist an seinem freien Ende entweder löffelartig gestaltet oder auch gegabelt. Bei den älteren Riesenhirschen liegt,

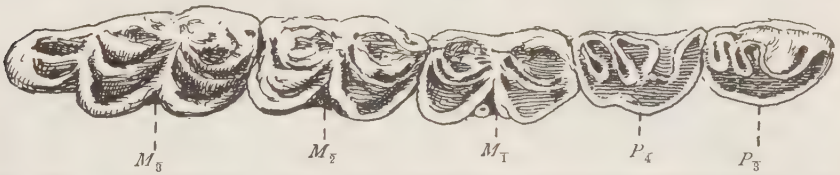


Fig. 386. Unterkieferzähne von + Cervus megaceros aus dem plistocänen Schotter von Süßenborn, Deutschland. Nach W. Soergel, 1927. Etwas kleiner als nat. Gr.

wie Soergel gezeigt hat, die Augensprossenbasis höher und erscheint dadurch primitiver. Bei + Cervus megaceros verticornis aus dem Altplistocän steht der Augensproß noch bis zu 9 cm oberhalb der Rose.

Der als + Cervus Belgrandi Lartet unterschiedene Riesenhirsch stellt nichts anderes als eine Geweihkümmerform des + C. megaceros verticornis dar; dagegen sind + Cervus megaceros germanicus Pohlig und + C. megaceros hibernicus Owen als scharf getrennte Arten anzusprechen. Die letztere hat in Irland, wo zahlreiche Skelete in den Torfmooren begraben liegen, die vierte Eiszeit überdauert und ist also erst spät erloschen. Nur der männliche Riesenhirsch trug ein Geweih, das regelmäßig abgeworfen wurde, wie jetzt sichergestellt ist und was schon bei dem in den Mosbacher Sanden bei Mainz am Rhein gefundenen Riesenhirsch stattfand; das Weibchen („Tier") war geweihlos. Von Interesse ist das Vorhandensein einer auffallend großen medianen Öffnung im Schädeldache der Riesenhirsche, die von Soergel (1927) beschrieben worden ist. Die Öffnung (Fig. 387) ist von einem wallartigen Ring umgeben und führt von der Schädeldecke unmittelbar in den Hirnraum. Da das auch beim Menschen vorkommende Foramen parietale (nicht zu verwechseln mit dem der Reptilien) zum Austritte eines sogenannten Santorinischen Emissariums dient, d. h. einer Vene, die die Verbindung zwischen den äußeren Schädelvenen und den Blutleitern der harten Hirnhaut darstellt, so liegt wohl

hier dasselbe vor und erklärt sich aus der Notwendigkeit starker Blutzufuhr für das enorme Geweih in der Zeit seines Aufbaues.

Eine sehr auffallende Erscheinung bietet der Unterkieferquerschnitt des Riesenhirsches dar. In der Region des dritten Molaren erreicht der Unterkiefer gelegentlich (bei irischen Riesenhirschen) eine so bedeutende

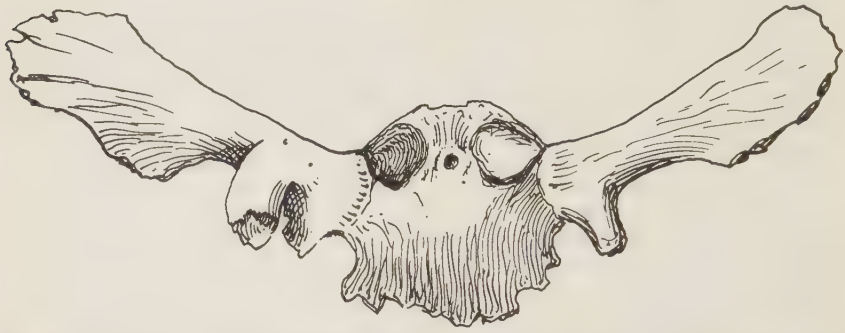
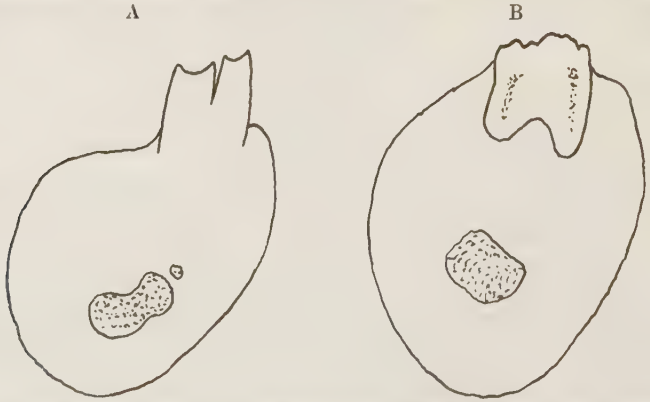


Fig. 387. Schädel mit den unteren Teilen des Geweihs von Cervus megaceros mosbachensis Soergel, aus dem Altplistocän von Mosbach bei Wiesbaden, Deutschland. In der Mitte des Schädeldaches die große Öffnung zum Durchtritt einer Vene. Nach W. Soergel, 1927.

Dicke, daß er entweder einen zylindrischen Querschnitt aufweist oder doch in seiner Dicke fast der Höhe des Kieferastes gleichkommt. Dieselbe Erscheinung ist übrigens, wie O. Zdansky (1925) beschrieben hat, auch bei anderen fossilen Hirschen wie bei + Rusa pachygnathus Zdansky (Fig.



Fi8. 388. Querschnitt durch die Unterkieferäste zweier Hirsche aus eiszeitlichen Ablagerungen Chinas. A Rusa pachygnathus Zdansky, B Cervus canadensis fossilis Zdansky. Der Querschnitt ist in der Region des zweiten Lobus des zweiten Molaren gelegt. Zu beachten ist die relative Enge des Alveolarkanals. Nach O. Zdansky.

388 *A*) und + Cervus canadensis fossilis Zdansky (Fig. 388 *B*) aus dem Jungplistocän Chinas zu beobachten. Bis jetzt ist die physiologische Ursache dieser Unterkieferverdickung, die einem normalen Verhalten des Alveolarkanals nebenher geht (dieser erscheint sogar auffallend eng) durchaus unaufgeklärt geblieben.

Schließlich sei noch bemerkt, daß die Unterfamilie der Moschushirsche (Moschinae) durch Reste in den pliocänen Siwalikbildungen Ostindiens vertreten sein soll, doch ist dieses Vorkommen nach Pilgrim (1913) und Schlosser (1924) fraglich. Dagegen ist eine Art (+Moschus grandaevus Schlosser) im Pliocän Chinas entdeckt worden.

2. Familie: **Bovidae.**

(Cavicornia.)

Diese für die Jetztzeit charakteristische Gruppe von Artiodactyla kennzeichnet sich durch Hörner, die als bleibende Hornscheide einem Knochenzapfen aufsitzen, der als Apophyse des Frontale erscheint und häufig pneumatisiert ist. Wie er aufzufassen und welcher Art seine Entwicklung ist, wurde in Bd. I auf S. 28 auseinandergesetzt (vgl. Fig. 389). Einzig bei Tetracerus treten vier Hörner auf, von denen das größere hintere Paar postorbital sitzt. Nur ausnahmsweise fehlt diese Waffe: zuweilen bei einzelnen lokalen Rassen mehr als Abnormität durch Züchtung, ferner beim Weibchen von Tragelaphus, Saiga, Tetracerus, Neotragus; Regel ist ferner, daß es beim Weibchen kleiner ist, z. B. bei Schafen nur klein und spießförmig. Diese Tatsachen sind wohl so aufzufassen, daß es sich ursprünglich um eine Bewaffnung des Männchens handelte, die auf das Weibchen übertragen wurde, so daß — historisch gesprochen — im Endstadium die Bewaffnung beiden Geschlechtern zukommt, aber dann doch so, daß sie beim Männchen stärker bleibt. Für diese Übertragung erst in geologisch jüngster Zeit führt Stehlin ins Feld, daß z. B. das oberpliocäne Rind (+Leptobos Strozzii von Rütimeyer) das hornlose, höchstens mit kleinem Stirnzapfen versehene Weibchen von Rütimeyers Bibos etruscus, dem Männchen, sei, und daß vermutlich auch die hornlosen Rinderschädel aus den Siwaliks weiblichen Tieren angehörten.

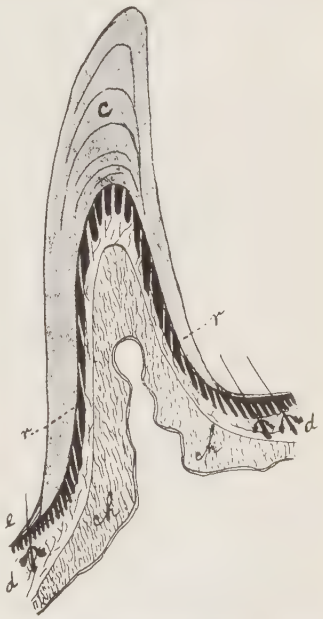


Fig. 389. Schematischer Längsschnitt durch das Horn eines Cavicorniers. *ch* Knöcherner, teilweise pneumatisierter Hornzapfen des Frontale; *d* Lederhaut; *r* Lederhautpapillen und interpapillare Epidermis; *e* Epidermis; *c* Hornscheide.

Periodischer Wechsel der Hornscheide, wie er nur von Antilocapra bekannt ist, mag früher häufiger gewesen sein, wofür vielleicht das Abwerfen der ersten Hornscheide beim jugendlichen Rinde spricht. Auch findet hier und da periodisch stärkerer Wuchs, der vielleicht mit der periodisch erhöhten geschlechtlichen Funktion in Verbindung steht, Ausdruck in Wulst- oder Ringbildung an der Basis der Hörner. Deren Gestalt ist stets ungeteilt, sonst aber äußerst mannigfaltig: in Form eines Spießes, eines einfachen Hakens, einer geraden bis zur Leierform gebogenen Stange. Meist aber gedreht in einer mehr oder weniger auffälligen Spirale, die bei

Rindern und Schafen gewöhnlich rechts eine rechtsgewundene, links eine linksgewundene ist. Die Hörner heißen in dem Falle homonym. Im gegenteiligen Falle, wie vorherrschend bei den Antilopen, heteronym. Häufig tragen sie Wülste oder ein bis zwei Kiele, die spiralig gedreht sein können. Ihr Querschnitt ist rund, oval oder dreieckig.

Eine hervorragende Rolle spielen bei diesen Herdentieren konglobierte Drüsen, die in Bd. I, S. 35ff. ausführliche Besprechung erfuhren. Es handelt sich um Drüsenorgane, vielfach von kombiniert tubulösem und alveolärem Bau, die namentlich präorbital zur Ausbildung kommen als kompakte Körper oder als Hauttaschen, zuweilen umstülpbar, welche entsprechend ihrem Ausmaß eine verschieden tiefe Grube, Wangengrube, auf dem facialen Teil des Lacrymale und dessen Nachbarschaft hervorrufen und daher fälschlich auch Tränengruben genannt werden.

Nur bei Gemse und Oreamnos treten hinter den Hörnern postcornuale Drüsenkörper auf. Einzig dastehend ist die mediane drüsige Hautfalte, welche bei Antidorcas von der Mitte des Rückens bis zum Schwanze sich ausdehnt. Den Ziegen eigen sind ein Paar untiefe Drüsentaschen an der Schwanzwurzel (daher der Bocksgeruch). Weniger allgemein sind inguinale Drüsentaschen (I, S. 45). Desgleichen carpale Drüsen, wegen der begleitenden langen Haare als Kniebürste bekannt; ferner die, auch von Hirschen, bekannten Metatarsalbürsten von Aepyceros. Allgemein sind Interdigitaldrüsen, verschieden nach Ausgestaltung und Lage, zwischen der Basis der Haupthufe vorhanden; auch am Fesselgelenk und bei den Afterhufen kommen Fußdrüsen vor. Dieser Reichtum an Drüsen und deren exponierte Lage, welche das stark riechende Sekret befähigt, an Gräsern und Buschwerk abgestreift zu werden, ist wohl ein Mittel, die Geschlechter zusammenzuführen. Vielfach erfreuen sich denn auch die Gesichtsdrüsen zur Brunstzeit einer stärkeren Sekretion; auch sind sie im allgemeinen beim Männchen besser ausgebildet. Daneben aber werden sie versprengten Mitgliedern dieser gesellig lebenden Tiere den Weg zur Herde zeigen. Über Vorkommen und Lage dieser Drüsen und deren taxonomische Verwertung sind wir neuerdings, namentlich durch Pocock (1910), unterrichtet.

Verschiedenartig ist das Bild dieser Tiere. Ein schwerer Körper zeichnet die Rinder und großen Antilopen (Tragelaphinae, Hippotraginae und Bubalinae) aus; sie bewohnen Parkland und Dschungel. Die schnellfüßigen, zierlichen Antilopinae (Gazellen und Verwandte) ziehen meist die offene Ebene vor. Im Wald- und Buschland hausen die kleinen Cephalophinae und Ducker (Neotraginae). Fels- und Gebirgsbewohner sind Oreotragus, die Ziegen und Gemsen. Keine Abteilung der Ruminantia bietet soviel Verschiedenheit im Körperbau nach Form und Größe. Keine Abteilung bietet denn auch so viele Schwierigkeiten bei der Zusammenfassung in Gruppen, welche die Übersichtlichkeit über die zahlreichen Arten fordert.

Der Schädel charakterisiert sich durch Knickung seiner basicranialen Achse, die auf S. 521 ausführlich erwähnt wurde und sich äußert in einer winkeligen Abbiegung des postfrontalen Teiles des Hirnschädels gegenüber dem Gesichtsschädel. Hiermit hält Schritt der Übergang des Parietale in die Occipitalfläche, wodurch ein Hinterhaupt entsteht, dessen Charakter im Extrem bei Rindern ausgeprägt ist, indem das Frontale bis auf dasselbe sich ausdehnt. Das Lacrymale verbindet sich meist mit dem Nasale und hat nur ein Tränenloch an der Innenseite des Orbitalrandes. Ethmoidal-

lücken treten im allgemeinen gegenüber den Hirschen mehr zurück. Gewöhnlich hat das Maxillare eine große Ausdehnung auf der Gesichtsfläche; das Intermaxillare ist klein, zahnlos; nur selten trennt sein Processus nasalis Nasale und Lacrymale. Das Tympanicum bläht sich in sehr verschiedenem Maße zu einer meist hohlen Bulla auf, verschmilzt mit dem Petrosum und liefert einen äußeren Gehörgang.

Im Gebiß $I\frac{0}{3}$ $C\frac{0}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ fehlen die oberen I und C stets. Letztere können noch verkalkt aber rudimentär auftreten, ohne aber durchzubrechen und verschwinden früh. Nur bei Neotragus (Madoqua) können sie funktionieren [F. Major 1904]. Die unteren C sind incisiviform, mit einfacher ungeteilter Krone und den I angelagert; die P sind molariform und bilden mit den M eine geschlossene Reihe. Seltener sind sie niedrig mit dünnen Wurzeln und durch einen Wulst von der Krone abgesetzt (manche Cephalophinae, Tragelaphinae, Bubalinae); meist sind sie echt hypselodont, und zwar sind es Säulenzähne, deren Prismen fast ohne Hals in die Wurzeln übergehen. Sie können niedriger sein mit schlanken, kantig komprimierten Säulen (viele Antilopen, Ziegen), oder die hohen Säulen werden zylindrisch (Rinder). Stets sind die Zähne echt tetraselenodont.

Hand und Fuß verhalten sich im Carpus und Tarsus wie die Mehrzahl der Cervidae; bezüglich der Metacarpalia wie die plesiometacarpalen Hirsche, d. h. Metacarpale II und V erhalten sich in deutlichen proximalen Resten. Am auffälligsten bei Antilopen, mehr reduziert bei Rindern, noch stärker bei Rupicaprinae. Geschlechtsunterschiede wies Leisewitz bei Ovis nach, bei Bubalus auch ein Metacarpale I. Im allgemeinen verwächst aber Metacarpale II mit dem sehr vollständig ossifizierten Kanonenknochen, während Metacarpale V als verschieden langer Griffel mit dem proximalen Ende desselben artikuliert. Die distalen Reste stellen 2—3 unregelmäßige Knötchen dar, die im Huf (Afterklaue) liegen, der jederseits am distalen Metacarpusende liegt. Im Fuß ist die Reduktion nur insofern vorgeschritten, als die proximalen Reste der Metatarsalia noch weiter schwinden und fast ganz mit dem Metatarsale III und IV verschmelzen. Von den Phalangen sind die von Finger III und IV gut entwickelt. Die von Finger II und V erfuhren weitgehende Rückbildung, so daß diese „Afterklauen" aus zwei oder nur einer Phalange, der zweiten und dritten bestehen oder ganz fehlen wie bei Raphicerus und Antilocapra, was übrigens auch bei Muntjak unter den Hirschen der Fall ist.

Gegenüber der Hirschfamilie braucht von inneren Organen nur hervorgehoben zu werden, daß die Gallenblase fast niemals fehlt, und daß die Placenta zahlreiche Kotyledonen hat.

Taxonomie.

Sämtliche Cavicornia hängen genetisch innig zusammen, jedoch so, daß unter den Antilopen die primitiveren Formen zu suchen sind, aus denen die Ziegen, Schafe, und als extremster Zweig, die Rinder hervorgingen. In welcher Weise, bedarf aber trotz solcher Vorstudien, wie die Rütimeyers, deren Gedanken uns namentlich leiten werden, noch weiterer Beleuchtung.

Es ist Gebrauch geworden, die hohlhörnigen Wiederkäuer in Rinder, Schafe und Ziegen, sowie Antilopen einzuteilen, denen die Namen: Bovinae, Ovinae oder Caprinae und Antilopinae entsprechen. Hierbei wurden dann die Gemsen den Antilopen zugerechnet, während andere Forscher aus ihnen eine weitere Abteilung der Rupicaprinae machten. Annehmbarer ist die

Auffassung Flowers und Lydekkers, der auch Sclater und Thomas folgen, ebenfalls die Antilopen in Gruppen aufzulösen, denen man dann taxonomisch gleichfalls den Wert von Unterfamilien verleiht. Deren Reihenfolge ist in mancher Hinsicht ohne Bedeutung, da sich in linearer Reihe nicht ausdrücken läßt, daß dieselben wohl aus einem zentralen Stamme nebeneinander hervorgingen und sich dabei stets weiter verteilten und spezialisierten. Versuche, sie zu größeren, genealogisch zusammengehörigen Gruppen zu ordnen, scheiterten bisher. Wohl aber läßt sich mit Winge sagen, daß außer einer nicht oder nur wenig geknickten Schädelachse zu den primitiven Merkmalen ferner gehören: brachyodonte Backenzähne; starke Intermaxillaria, vorspringende, lange Nasalia; Fehlen der Ethmoidallücke und Wangengruben; kleine Bulla und kleine Hörner über dem Hinterrand der Orbita. Diesem Bilde entspricht der miocäne †Protragocerus Déperet, der somit wohl in der Vorfahrenreihe der Cavicornia liegt. Die weitere Differenzierung führte zur Hypselodontie; zu Rückgang der Intermaxillaria und verschiedengradiger Verkürzung der Nasalia; zu wechselndem Auftreten von Ethmoidallücken und Wangengruben; zu Komplikation der Hörner und zu größerer Bulla.

Im nachfolgenden können aus der großen Masse nur einzelne Formen hervorgehoben werden; für weitere Details sei verwiesen auf die Werke Flowers, Pococks, Lydekkers, sowie auf das Antilopenwerk von Thomas und Sclater und die Bearbeitung Hilzheimers in Brehms Tierleben.

1. Unterfamilie: **Bubalinae.** Große Tiere, die vorn höher als hinten sind. Hörner einfach- oder doppelt gebogen, heteronym, an der Basis genähert. Präorbitale Drüse und Grube im Lacrymale vorhanden; 2—4 Zitzen, vorn interdigitale Drüsen. Keine Ethmoidallücke. Afrikanische Antilopen, von denen Damaliscus Scl. et Thom. wohl die ursprünglichere ist, welche durch †*D. palaeindicus* Falc. (Antilope palaeindica Falc.) im Pliocän von Vorder-Indien vertreten war. Heute in verschiedenen Arten, namentlich im tropischen Afrika, von denen *D. tiang* Heugl. bis Sennar reicht. Ähnliche Verbreitung haben die zahlreichen Arten von Bubalis Lichtenst. (Alcelaphus Blainv.). Bekannt durch ihre merkwürdige Kopfform mit breitem Flotzmaul, schopfig behaartem Gesicht, Rinderhabitus und Pferdeschwanz sind die Gnus: Connochaetes Lichtenst., von denen *C. gnu* Zimm. Süd-Afrika bewohnt; *C. taurinus* Burch. reicht vom Vaal-Fluß bis Britisch Ost-Afrika.

2. Unterfamilie: **Hippotraginae.** Dies sind große Antilopen mit behaartem Flotzmaul, höchstens mit kleiner Präorbitaldrüse und 4 Zitzen, Lacrymale ohne Grube, Ethmoidallücke klein. Backenzähne hypselodont, mit massiven, zylindrischen Prismen. Hörner lang, über oder hinter der Orbita. Sie sind säbelförmig nach hinten gebogen bei Hippotragus Sundev., fast gerade in der Flucht der Nase bei Oryx Blainv. oder außerdem mit einer spiraligen Drehung bei Addax Rafin. Letzteres Genus mit einer Art über Afrika und Arabien, die übrigen mit verschiedenen Arten über ganz Afrika verbreitet. Oryx hat in †Palaeoryx Gaudry einen brachyodonten Vorläufer im Pliocän Süd-Europas bis Persien.

3. Unterfamilie: **Cephalophinae.** Kleine Tiere mit langgestrecktem, schmalem Schädel. Präorbitaldrüse sehr groß, mündet durch Reihe von Poren aus (I, Fig. 23), Lacrymale mit dementsprechend umfangreicher Grube. Vorn und hinten Interdigitaldrüsen; 4 Zitzen. Meist nur die Männchen mit kleinen, konischen, weit nach hinten verschobenen niederliegenden Hörnern.

Ethmoidallücke fehlt. Backenzähne brachyodont, Krone durch Wulst scharf von der Wurzel abgesetzt, Zahnprismen abgerundet, Basalsäulen nur angedeutet. Mittlere Schneidezähne sehr breit. Cephalophus H. Sm. Tropisches und südliches Afrika mit zahlreichen Arten. Bei der verwandten Sylvicapra Ogilby sind die Hörner mehr aufgerichtet.

4. Unterfamilie: **Oreotraginae** Rütim. (Neotraginae Scl. et Thom). Kleine Tiere mit meist großer, taschenförmiger Präorbitaldrüse und dementsprechend großen Gruben auf den kurzen Lacrymalia; meist kleine Ethmoidallücke. Gesichtsschädel und Frontalzone kurz. Nur die Männchen mit kurzen, fast geraden, auf dem Orbitalrand wurzelnden Hörnern. Backenzähne mit kurzen, scharfkantigen Prismen, I nach außen allmählich in Breite abnehmend. Von diesen ist der südafrikanische Klippspringer Oreotragus ausgezeichnet durch seine abgestumpften Hufe. Pocock betrachtet ihn als einzigen Vertreter der Oreotraginae und wendet den Namen *Neotraginae* von Sclater und Thomas für die Unterfamilie, nur auf die tropisch-afrikanischen Genera Ourebia Laurill., Raphicerus H. Sm. und Neotragus H. Sm. an. Sie haben normale Hufform und großen Nasenspiegel. Hiervon weichen die *Madoquinae* ab. Es sind dies zahlreiche tropisch-afrikanische kleinste zu Madoqua Ogilby gehörige Arten mit teilweise behaartem Nasenspiegel, kurzen Nasalia gegenüber verlängerten Intermaxillaria entsprechend der rüsselartig verlängerten Nase: die Weibchen von größerem Ausmaß. Vermutlich gehört Dorcotragus Noack aus Abessinien und Somaliland hierher.

5. Unterfamilie: **Reduncinae** (Cervicaprinae Scl. et Thom.). Große oder mittelgroße, südlich von der Sahara lebende Tiere, mit nackter Schnauze, ohne oder mit rudimentären präorbitalen Drüsen und Gruben im Lacrymale. Kleine Ethmoidallücke. Bulla tympani groß. Übrigens bieten die Tiere mancherlei Verschiedenheit auch in den Hörnern, die nur beim Männchen vorkommen, groß oder mittelgroß, heteronym gebogen oder selten einfache Spieße sind. Nasalia und Intermaxillaria normal. Cobus A. Sm., Redunca H. Sm. (Cervicapra Blainv.), Pelea Gray.

6. Unterfamilie: **Antilopinae** Scl. et Thom. Der Sprachgebrauch nennt die hochbeinigen, mittelgroßen Antilopen, die wesentlich an die Wüstengebiete Afrikas, Europas und Asiens gebunden sind, *Gazellen*. Daneben haben sie auch Vertreter in den Steppengebieten. Sie haben miocäne Vorläufer in †*Gazella deperdita* Gerv. Süd-Europas bis Persien und in zahlreichen pliocänen Formen, die bis England († G. anglica Newt.) und Indien sich ausdehnten. Am Schädel ist die Parietalzone ausgedehnt, Frontalzone kurz, Gesichtsschädel kurz, Lacrymale niedrig, meist mit Grube, Ethmoidallücke meist vorhanden. Pneumatische Räume treten ganz zurück. Hornzapfen solide. Backenzähne oft hoch, aber mit scharfkantigen, zusammengedrückten Säulen. I steil, mittlere breit. Diese Unterfamilie wurde durch Pocock und Lydekker in vier aufgelöst. Die dementsprechend eingeschränkten *Antilopinae* (s. str.) sind zierlich gebaute kleine bis mittelgroße Tiere mit normalem Bau der Nase; meist mit Kniebürste, Interdigitaldrüsen und ausstülpbaren Präorbitaldrüsen; Afterhufe vorhanden. Unter den 4 hierhergehörigen Genera weicht Antidorcas Sundev. ab durch 2 untere Prämolaren, oben 2 bis 3; sowie durch die auffällige mediane umstülpbare drüsige Hautfalte auf dem Hinterrücken. *A. marsupialis* Zimmerm. (euchore Sparrm.), der Springbock von Süd-Afrika, mit leierförmigem Gehörn in beiden Geschlechtern. Die drei übrigen Geschlechter haben 3 P oben und unten,

keine Rückendrüse. Bei ANTILOPE Pall. mit der einzigen über ganz Vorder-Indien verbreiteten *A. cervicapra* L. hat nur das Männchen lange, divergierende, korkzieherartig gedrehte, zylindrische Hörner. Ostafrikanisch ist LITHOCRANIUS Kohl, auffallend durch hohe Glieder und langen Hals. Die etwa 30 Arten von GAZELLA Blainv. sind hauptsächlich paläarktische Wüstentiere, die West- und Zentral-Asien, Vorder-Indien und das nördliche und östliche Afrika bis Sansibar bewohnen. Sandfarbe herrscht vor; Schwanz kurz; präorbitale Drüsen sind meist kleine Hauttaschen; meist inguinale Drüsen und 2 Zitzen. Die zurückgebogenen, gewöhnlich leierförmig gestellten, stark geringelten Hörner sind beim Weibchen stets schwächer und können hier fehlen. — Vielleicht gehört in diese Abteilung AMMODORCAS Thom. aus dem Somaliland, vor zweifelhafter Verwandtschaft.

Als *Aepycerotinae* trennt Pocock das Genus AEPYCEROS Sundev. von Süd-Afrika, mit Ausschluß des Kaplandes, bis Angola und Britisch Ost-Afrika, wegen des Fehlens der Afterhufe, ferner wegen der interdigitalen und präorbitalen Drüsen, der behaarten Muffel und wegen des Auftretens von metatarsalen Drüsen.

7. Unterfamilie: **Saiginae**. Schwergebaute, mittelgroße paläarkte Antilopen mit behaarter Muffel, ohne interdigitale oder metatarsale Drüsen; Weibchen ohne Hörner; falsche Hufe vorhanden. Die geringe Ausbildung der Nasalia, ihre nach hinten verlagerte Insertion und die Weite der knöchernen Nasenöffnung, die allen Gazellen eigen ist, erreicht ihr Maximum bei den „Rüsselantilopen". Bei SAIGA Gray sind die Weichteile der Nase aufgebläht und schauen die überhängenden Nasenlöcher abwärts; kleine präorbitale Drüse und Kniebürsten; unten 2, oben 3 Praemolaren. *S. tatarica* L. bewohnt die Steppen Asiens und Südost-Europas; im Plistocän aber Mittel-Europa bis England. Diese eigentümliche Reduktion der Knochen des Schnauzenteils, die sich auf Nasalia und Intermaxillaria ausdehnt, findet sich ähnlich bei Madoqua (s. oben). Auch bei PANTHOLOPS Hodgs., welcher meist den Saiginae zugezählt wird. Pocock erhebt ihn zu einer eigenen Unterfamilie, wegen anderer Fußstruktur, Fehlen der Kniebürste und der Präorbitaldrüse; oben und unten nur 2 P, auch hat die wenig überhängende und schwächer aufgeblähte Nase nach vorn gerichtete Nasenlöcher. Der einzige *P. hodgsoni* (Abel) bewohnt das tibetanische Hochplateau bis über 5500 m.

8. Unterfamilie: **Tragelaphinae** Scl. et Thom. Meist große Antilopen mit normalem Bau der Nase; die oberen Molaren mit breiter aber verhältnismäßig kurzer Krone, übrigens an die Bovinae erinnernd. Afterhufe stets gut entwickelt; ebenso ein nackter Nasenspiegel. Sie zerfallen, auch geographisch, in zwei Gruppen. — Von diesen entspricht die afrikanische, südlich von der Sahara, der Strepsiceros-Gruppe von Rütimeyer. Es sind große Tiere mit fast gleich langen Extremitäten. Präorbitaldrüsen fehlen, das Lacrymale daher ohne Gruben; auch Fußdrüsen fehlen; kleine Ethmoidallücke vorhanden. Frontalzone kurz, nicht pneumatisiert, Hörner meist nur beim Männchen, hinter der Orbita einander genähert, gewöhnlich spiralig gedreht, ohne Ringbildung aber mit frontalem Längskiel, der bei der Supraorbitalrinne anhebt und gewöhnlich die Hornbasis umgreift. Körper meist mit weißen Flecken und Bändern. Hierher gehören 2 verwandte tropisch-afrikanische Genera mit durchaus behaartem Schwanz und mit Hörnern nur beim Männchen: TRAGELAPHUS Blainv. mit dem Subgenus

Limnotragus Scl. et Thom., ein Morastbewohner mit entsprechend verlängerten, spreizbaren Hufen und haarlosen Fesseln. Ferner Strepsiceros H. Sm., der Kudu. — Hiervon weichen durch Schwanz mit Endquaste und Hörner in beiden Geschlechtern ab: Boocercus Thom. mit leierförmigem Gehörn und Taurotragus Wagn. (Oreas Desm.) mit der als Canna oder Eland bekannten größten Antilope *T. oryx* Pall. (Oreas canna Desm.).

Die indische Gruppe hat die kurzen Hörner nicht spiralig gedreht, sie fehlen dem Weibchen; Gesichtsdrüsen vorhanden, dementsprechend auch Wangengruben. Der Körper ohne weiße Flecken und Bänder. Bekannter Vertreter ist Boselaphus Blainv., der Nilgau, mit der einzigen Art *B. tragocamelus* Pall. von den Ebenen Vorder-Indiens, mit einem Paar kurzgekielter Hörner. Bereits Rütimeyer brachte in dessen Nähe den im gleichen Wohngebiet vorkommenden Tetracerus Leach, der, einzig unter Cavicornia, typisch 2 Paar kurzer, ungekielter, vertikaler Hörner hat, von denen das hintere, postorbitale das größere ist. Präorbitaldrüsen groß, mit großen Wangengruben. Einzig ist ferner nach Pocock das Vorkommen einer Drüsentasche an jedem falschen Huf. *T. quadricornis* Blainv. ist die einzige kleine, zierliche Art.

9. Unterfamilie: **Rupicaprinae**. Kleine oder mittelgroße, mehr oder weniger ziegen- oder gemsenartige Tiere, welche die Gebirgsländer vom südlichen und südöstlichen Europa über Kleinasien, den Himalaja, China, Formosa, Japan bis zum westlichen Nord-Amerika bewohnen. Sie bilden in mancher Hinsicht ein Bindeglied zwischen Antilopen und Ziegen, so weit, daß Winge einzelne Genera an Capra anschließt. Wir folgen hier Pocock, obwohl die Genera der Rupicaprinae so sehr voneinander abweichen, daß ihre Zusammenfassung nur eine provisorische sein kann. Die in beiden Geschlechtern vorkommenden Hörner sind stets ohne Wülste und Vorderkiel, entweder kurz, an der Basis hohl, mehr oder weniger konisch oder zurückgebogen, an der Basis geringelt, einander genähert, hinter den Orbitae gelegen, oder aber nach außen und oben gebogen, mit deutlichem Hinterkiel. Falsche Hufe stets gut ausgebildet. Der nackte Nasenspiegel verschieden groß; gewöhnlich 4 Zitzen; mit oder ohne Präorbital- und Klauendrüsen; Schwanz kurz. Keine Ethmoidallücke. Zähne niedrig, mit schlanken, kantig komprimierten Säulen. Rupicapra Blainv., Hochgebirgsform des südlichen Europas von den Pyrenäen bis zum Taurus und Kaukasus. *R. rupicapra* (L.), Gemse, lebt in Herden bis zu 30 Stück; eine hinter den Hörnern gelegene Drüse schwillt zur Brunstzeit beim Männchen stark an (Brunstfeige) und verbreitet starken Bocksgeruch; ein Junges wird im April oder Mai geworfen. — Im Besitz dieser postcornualen Drüsen, welche den übrigen Bovidae fehlen, stimmt überein: Oreamnos Rafin. (Haplocerus Wagn.); vom Habitus einer schweren Ziege, mit Bocksbart, ohne Präorbitaldrüse. Die einzige, durchaus weißgefärbte Art *O. americanus* (Blainv.) bewohnt die Spitzen des Felsengebirges und das pazifische Küstengebirge Nord-Amerikas bis Alaska. — Wie die Gemsen mit kleinem Nasenspiegel und ohne Präorbitaldrüsen, aber von großem, schwerem Bau mit kurzen starken Beinen, von Rinderhabitus und massivem Gehörn mit Hinterkiel, das nach außen gerichtet ist, während die Spitze auf- und einwärts sieht: Budorcas Hodgs., *B. taxicolor* Hodgs., bewohnt in 3 Rassen den Himalaja und West-China. — Von gemsenähnlichem Habitus ist der ostasiatische Nemorhaedus Ham. Sm.; *N. goral* (Hardw.) bewohnt den Himalaja.

Naheverwandt ist Capricornis Ogilb. Seine konischen, geringelten, nach hinten divergierenden Hörner liegen in der Flucht des Gesichtes. Nasenspiegel wie bei dem vorigen groß, aber von diesem abweichend durch Präorbitaldrüsen. Die zahlreichen Lokalformen reichen vom Himalaja bis Japan; von diesen hat die typische Form *C. sumatrensis* (Bechst.) die südlichste Verbreitung in Sumatra.

Bezüglich der geographischen Verbreitung der sämtlichen, im Vorhergehenden genannten, häufig als *Antilopen* zusammengefaßten Tiere kann die kurze Bemerkung genügen, daß, abgesehen vom nordamerikanischen Oreamnos (Haplocerus), sämtliche Antilopen auf die Alte Welt beschränkt sind, ihr Hauptgebiet in Afrika haben, in Australien und Madagaskar ganz fehlen und ihre östliche Grenze in Japan, den Philippinen und mit Capricornis sumatrensis im Indo-australischen Archipel in Sumatra finden.

10. Unterfamilie: **Caprinae** (Ovinae oder Caprovinae). Schließen sich durch Budorcas an die obengenannten Rupicaprinae an. Es sind mittelgroße Bergbewohner mit kräftigem, häufig plumpem Körper, kurzem Hals und niederen Beinen. Am Schädel ist die Frontoparietalfläche winkelig gebogen, indem sie an der Grenze des Frontale geknickt ist, so daß das Parietale zum Hinterhaupt abfällt. Auf der Knickung sitzen die Hornzapfen, welche meist zusammengedrückt und dreieckig oder birnförmig im Querschnitt sind; sie wurzeln über den Augenhöhlen. Ihre Hornscheide ist meist homonym, häufig spiralig gewunden, mit runzeliger oder wulstiger Vorderfläche. Beim Weibchen kleiner, zuweilen fehlend. Nasalia kurz, an der Basis breit, ohne Verbindung mit den Intermaxillaria. Lacrymale ausgedehnt, mit oder ohne Grube, je nachdem Präorbitaldrüsen vorhanden sind oder fehlen. Auch Klauendrüsen können fehlen. Gewöhnlich 2 Zitzen. Backenzähne hypselodont, mit scharfkantigen, komprimierten Prismen. Muffel behaart, mit vertikaler, häufig unbehaarter Furche von den Nasenlöchern zur Oberlippe. Schwanz kurz, zylindrisch oder dreieckig flach mit nackter Unterseite.

Trotz der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen der hierhergehörigen Tiere, die durch Schafe und Ziegen vertreten werden, lassen sich 5 Genera unterscheiden, zum Teil mit großer Neigung zur Bildung von Lokalformen und dementsprechend reicher Nomenklatur. Den *Ziegen* gehören an: Capra L. Bei den Wildformen sind die Hörner gewöhnlich heteronym; wenn homonym, ist die Spitze pervertiert, d. h. einwärts und abwärts gerichtet. Ferner sind sie seitlich komprimiert, ihr Wurzelquerschnitt birnförmig oder drehrund oder aber rechteckig bei spiraligem Gehörn. Spaltförmige Gesichtslücke; Tränenöffnung meist am Rande der Augenhöhle. Präorbitale Drüse und Grube im Lacrymale fehlt. Klauensäcke, wenn vorhanden, nur an den Vorderextremitäten. Zwei Zitzen; Inguinaltaschen fehlen. An der Basis der nackten Unterfläche des dreieckig kurzen Schwanzes beim Männchen ein Paar Drüsensäcke, die Ursache des „Bocksgeruches“ sind. Auch haben die Männchen einen Kinnbart. Backenzähne weniger hypselodont. In zahlreichen Arten in den Hochgebirgen Asiens; spärlicher in Europa. Von diesen bewohnt *C.* (*Ibex*) *ibex* L., der Steinbock, die Alpen. Er hat wenig abgeplattete, nach hinten gebogene Hörner, deren Vorderrand regelmäßige Querwülste hat. Die Steinböcke der Pyrenäen, des Kaukasus und Himalaja werden artlich, auch wohl subgenerisch als Turus Hilzh. abgetrennt. *C.* (*Turus*) *sibirica* Mey. dehnt sich von letzterem Wohngebiet bis Sibirien aus. Der südlichste Vertreter ist *C. walie* Rüpp. aus

dem Hochgebirge Abessiniens, bei dem die alten Böcke durch eine Knochenauftreibung auf den Nasalia ausgezeichnet sind.

Hinsichtlich der Abstammung der *Hausziegen* ist allmählich die Auffassung herrschend geworden, daß drei Domestikationscentra anzunehmen seien. Eins ging aus von *C. falconeri* Wagn., der Schraubenziege, mit heteronymem Gehörn, aus Kaschmir bis Himalaja. Etwa aus ihr gezüchtete Hausziegen treten aber ganz zurück gegenüber den in Vorderasien und Süd-Europa entstandenen, die als *C. hircus* L. zusammengefaßt werden. Aus dem vorderasiatischen *C. aegagrus* Gm. entstanden die säbelhörnigen Hausziegen. Sie vermischten sich aber allmählich mit den Nachkommen einer als Wildform mit Sicherheit nur fossil aus Galizien bekannten quartären +*C. prisca* Adam. mit homonym gewundenem Gehörn. Steinböcke und Ture haben sich nicht beteiligt an der Entstehung der Hausziegen. Ebensowenig Hemitragus Hodgs. Er unterscheidet sich von Capra durch kurze, ebenfalls heteronyme Hörner in beiden Geschlechtern; Fehlen eines Bartes; 2—4 Zitzen und Spuren von Klauendrüsen im Fuß. Zwei Arten, von denen *H. jemlahicus* H. Sm. am längsten bekannt ist, bewohnen den Himalaja. Erst 1894 wurde in *H. jayakiri* Thom., ein südost-arabischer Vertreter, entdeckt.

Die Gruppe der *Schafe* hat gegenüber den Ziegen fast ausnahmslos homonyme Hörner, die meist nach hinten und außen gedreht sind, mit Richtung nach außen. Hornzapfen auf dem Querschnitt dreiseitig, Vorderfläche flach, äußere Seite konvex. Nasalia breit, gewölbt. Stirne eingesenkt bis flach. Lacrymale meist mit Grube für die Präorbitaldrüse. Tränenöffnung nach innen vom Orbitalrand. Ethmoidallücke fehlt. 2 Zitzen; stinkende Schwanzdrüsen fehlen dem Männchen, ebenso wie ein Kinnbart.

Ovis L. Mit Präorbital-, Klauen- und Inguinaldrüsen. Von den 6 Arten gehören 5 der Alten Welt an. Nur *O. canadensis* Shaw dehnt sich von Nordost-Sibirien über Kamtschatka bis Alaska und von dort bis Mexiko aus und hat entsprechend diesem weiten Gebiet zahlreiche lokale Rassen gebildet. Gegenüber diesen sogenannten Dickhornschafen, deren Gehörn, abgesehen von Zuwachsstreifen, glatt ist, ist bei *O. laristanica* Nas. aus Persien, *O. vignei* Blyth aus dem westlichen Vorder-Indien, Turkestan und Persien sowie bei *O. ammon* (L.) das ebenfalls nicht pervertierte Gehörn stark gerunzelt oder gewulstet. Bei letztgenannter Art, dem *Argali*, sind die über 10 beschriebenen lokalen Rassen von Turkestan bis Kamtschatka verbreitet. Es sind die größten Wildschafe, unter denen das Pamirschaf: *O. ammon poli* Blyth durch die fast 2 m lange, weitoffene Spirale seines Gehörns hervorragt. — Die *Mufflone* sind die kleinsten und westlichsten Wildschafe. Von diesen hat bei *O. orientalis* Brdt. u. Ratzb. das Weibchen noch kein Gehörn. Dieses ist stets pervertiert. Verbreitung von Cypern über Kleinasien bis Persien. Der europäische Mufflon, *O. musimon* Schreb., ist insofern fortgeschritten, als die Weibchen zuweilen gehörnt sind und ebenso das Gehörn nur ausnahmsweise pervertiert ist. Heute auf Sardinien und Korsika beschränkt, früher aber (bis ins mittlere Diluvium hinein) weiter nördlich verbreitet. — Unter dem Sammelnamen *O. aries* L. werden die zahlreichen Rassen der Hausschafe zusammengefaßt. Sie sind das Produkt einer weit in die Geschichte der eurasiatischen Menschheit zurückreichenden Domestikation, die aus mutigen, sinnesscharfen Wildschafen die psychologisch am meisten degenerierten Haustiere machte, wie die furchtsamen, willenlosen, blöden Hausschafe sie darstellen. Das Rassenstudium

derselben spricht neben *Haarschafen* mit dem ursprünglichen Haarkleid, auch von *Wollschafen*, bei denen erst durch Züchtung das bleibende Wollkleid erworben wurde, welches die Wildschafe nur im Winterpelz und dann noch in weit bescheidenerem Maße haben. Weiter berücksichtigt es die Schwanzlänge, die bei *Langschwänzigen* etwa 15 bis über 22 Schwanzwirbel zählt, bei *Kurzschwänzigen* weniger als 13. Durch Verkümmerung endlich bis auf 3 entstehen die sogenannten *schwanzlosen* Schafe. Die beiden letzteren Gruppen haben Neigung, jederseits vom Schwanz Fett abzulagern. Diese *Fettsteißschafe* sind zu unterscheiden von den *Fettschwanzschafen* mit Fettablagerung im langen zylindrischen oder flachen Schwanz. Es sind dies Züchtungsergebnisse, ebenso wie die hängenden Ohren, das konvexe Profil (Ramsköpfe), der milchreiche Euter u. a. Schafe sind eben sehr bildsame Geschöpfe in der Hand des Züchters, was das Studium ihrer Genealogie sehr erschwert, um so mehr als auch die Wildschafe historisch offenbar erst jungen Datums sind und erst im Flusse der Artbildung. Für die interessante Geschichte der Hausschafe sei namentlich auf Keller, Hilzheimer und Antonius verwiesen. Hier kann nur angedeutet werden, daß ein Domestikationsherd an den *Argali* (*O. ammon*) anknüpft. Aus ihm gingen die Rassen hervor, welche von Südost-Europa bis China vorkommen, meist Fettsteißschafe, die auffallenderweise westwärts bis Somaliland reichen. — Ein altes paläolithisches Hausschaf stellt in Europa das *Torfschaf*: +*O. aries palustris* Rütim. dar, das Hilzheimer wohl mit Recht vom vorderasiatischen Arkal (*O. orientalis*) ableitet. Es war dies eine langschwänzige Rasse im Gegensatz zu einer jüngeren, ebenfalls prähistorischen Rasse, die als +*O. aries studeri* Duerst benannt, aus dem europäischen Mufflon (*O. musimon*) entstand und die kurzschwänzigen nordeuropäischen Schafe lieferte. Endlich werden aus O. vignei, also aus einer vorder-asiatischen Quelle, verschiedene Zuchtergebnisse hergeleitet, wie: hochbeinige Haarschafe, langschwänzige Wollschafe, von denen die Merinoschafe die bekanntesten sind. Noch sei die Tragezeit der Schafe zu ca. 150 Tage angegeben mit meist 2, selten bis zu 4 Jungen.

Außerhalb der Vorfahrenschaft der Hausschafe steht Ammotragus Blyth. Ohne Präorbital- und Klauendrüsen, mit homonymem Gehörn., längerem Schwanz, mit langer Haargarnitur an Kehle, Brust- und Vorderbeinen und ziegenartigem Habitus. *A. lervia* Pall. ist das einzige Wildschaf Afrikas, welches dessen nördlichen Teil bewohnt; südwärts bis Khartum. Einigermaßen abseits steht Pseudois Hodgs., dem Präorbital-, Inguinal- und Klauendrüsen fehlen. Im Gegensatz zu den Ziegen, denen es sich sonst nähert, fehlt aber ein Bart und subkaudale Schwanzdrüsen. Die einzige Art *Ps. nahoor* Hodgs. lebt im Hochgebirge von Zentral-Asien.

11. Unterfamilie: **Antilocaprinae.** Trotzdem es sich, ähnlich wie bei Ovibos, nur um eine Art handelt, verlangt deren Eigenart auch klassifikatorischen Ausdruck durch Erhebung zu einer selbständigen Unterfamilie. Andere geben ihr gar den Wert einer höheren Kategorie und betrachten sie als gleichwertig mit den Familien der Cervidae, Giraffidae. Für uns ist es ein Tier, das engere, wenn auch weit entlegene Beziehungen hat, einerseits zu den Hirschen, andererseits zu den Antilopen oder wenigstens den Bovidae im allgemeinen, denen es am nächsten steht, aber durch geographische Isolierung seinen eigenen Weg ging. Auf diesem behielt es eine Anzahl seiner primitiveren Merkmale, erlangte daneben aber ihm eigene.

Demnach charakterisiert sich ANTILOCAPRA Ord durch einen Schädel, der insofern antilopenartig ist, als das Parietale ausgedehnt auf dem Schädeldache liegt und das Frontale auf die supraorbitale Gegend sich beschränkt. Hier sitzen denn auch die vertikalen, zusammengedrückten Hornzapfen, die durchaus solide sind, wie denn auch die intercornuale Strecke des Frontale nicht lufthaltig ist. Die Orbitae sind röhrenförmig vorspringend. Hirschähnlich ist das flache, fast vertikale Supraoccipitale, die große Ethmoidallücke und die 2 Foramina lacrymalia. Dem großen Lacrymale fehlt aber die Grube. Fußstruktur plesiometacarpal, Afterhufe fehlen, auch die Präorbitaldrüse. Dagegen finden sich, nach Murie, eine subaurikuläre, postmandibuläre Drüse; eine mediane Drüse auf dem Hinterrücken; jederseits eine an der Schwanzwurzel, wie bei den Ziegen; eine am Sprunggelenk und interdigitale Drüsen. Backenzähne hypselodont, ohne Wulst, I langgestreckt, unter sich gleich. Auch die Weichteile zeigen gemischten Charakter; so ist eine Gallenblase vorhanden. Die Mehrzahl der anatomischen Merkmale weisen auf die Cavicornia und manches insbesondere auf die Caprinae. Wenn man Antilocapra von den Cavicornia abtrennte, geschah dies unter übertriebener Bewertung des jährlichen Abwerfens der Hornscheide, die sich übrigens nur durch stärkere Behaarung im basalen Teil von der Hornscheide der Cavicornia unterscheidet. Deren ausführlicher Besprechung Bd. I, S. 27 sei noch hinzugefügt, daß man der unrichtigen Angabe begegnen kann, daß der Knochenzapfen gegabelt sei. Es handelt sich aber höchstens um die Andeutung einer Hervorragung auf dessen scharfem Vorderrande. Nur die Hornscheide zeigt eine mit den Jahren größer werdende Zacke, die aber wohl in die Kategorie der Wulstbildungen fällt, wie wir sie z. B. vom Gehörn der Caprinae kennen.

Die einzige, auf die Prärien Nord-Amerikas beschränkte *A. americana* Ord, Pronghorn-Antilope, ist ihrer Genealogie nach unbekannt; wenn sie Beziehungen hat zu †PALAEOMERYX Meyer, so sind diese wohl nicht direkter Art. Kaum mehr ist im Augenblick zu sagen bezüglich einer näheren Verwandtschaft mit †BLASTOMERYX Cope. Neuerdings hält Matthew es für möglich, daß der plistocäne †*Capromeryx furcifer* Matth. einen Übergang bilde zwischen Antilocapra und dem miocänen Blastomeryx.

12. Unterfamilie: **Ovibovinae**. Nach den Untersuchungen Lönnbergs muß OVIBOS Blainv. eine besondere Stellung zugewiesen werden, da eine Unterordnung unter die Schafe oder Rinder unzulässig ist. Die einzige Art *O. moschatus* Zimm. mit verschiedenen geographischen Rassen hat gemischte Charaktere, die darauf weisen, daß diese Tierart einen selbständigen Seitenzweig der Cavicornia darstellt. Der *Moschusochse* hat die Größe eines kleinen Rindes, ist dicht und lang behaart; Muffel behaart mit Ausnahme einer internasalen Triangel, aber ohne vertikale Furche; präorbitale Drüsen vorhanden; vier Zitzen; Klauendrüsen fehlen. Frontoparietalfläche verhält sich wie bei Antilopen, also Parietale gut ausgebildet. Die ganz lateralen Hornzapfen anfänglich nach außen, schließlich vertikal nach unten gerichtet. Dementsprechend sind die Hörner mit sehr verdickter Basis nach unten, mit ihrer Spitze nach oben und vorn gerichtet. Orbita stark vorspringend, Lacrymale mit Grube. Im Plistocän zirkumpolar bis Frankreich, Rußland, Kentucky verbreitet, jetzt auf Grönland und das arktische Amerika bis zum 60.° nördl. Br. beschränkt.

13. Unterfamilie: **Bovinae**. Große, plump gebaute Tiere mit nacktem Flotzmaul, ungefurchter Oberlippe, ohne präorbitale, inguinale und Klauen-

drüsen, mit langem runden Schwanze, meist nur mit Endquaste. In der Mehrzahl der Fälle hat wenigstens das Männchen eine Wamme. Vier funktionierende Zitzen. Der Schädel, dessen basi-craniale Achse stark geknickt ist, charakterisiert sich nach Rütimeyer ganz wesentlich durch die Ausdehnung der Stirnzone auf die Scheitelregion, indem das flache Frontale sich von der Nasengegend, die Augen- und Schädelhöhle überdachend, über die Temporalgrube bis zum Occipitalkamm ausdehnt. Hierdurch liegen die Hornzapfen weit hinter den Orbitae, seitwärts auf einem breiten Kamm, durch den das frontale Schädeldach in das senkrechte Hinterhaupt übergeht; hier finden sich die schmalen Parietalia, die früh mit Supraoccipitale und Interparietale verschmelzen können. Die Pneumatisierung des Frontale ist sehr ausgedehnt bis auf den genannten „intercornualen" Kamm und bis in die Hornzapfen, die somit lufthohl sind, wie bei den rupicaprinen Antilopen. Die Hornzapfen sind nach auswärts gerichtet, zylindrisch oder von vorn nach hinten abgeplattet, demnach dreieckig im Querschnitt. Ihnen entspricht die Form der Hornscheide, die glatt ist, höchstens mit Ringelung an der Basis, als Ausdruck erhöhter Wachstumsphasen oder ausnahmsweise rauh. Hörner haben beide Geschlechter, die Männchen höchstens etwas stärker. Durch Domestikation kann ihre Stellung steil nach oben oder nach unten gerichtet sein, auch können sie enorme Größe erreichen, verkümmern oder ganz fehlen. Da aber wohl zweifellos die Rinder von gehörnten Antilopen abstammen, kann z. B. das Hausrind nicht abgeleitet werden von hornlosen Rassen. Das Tympanicum ist aufgebläht zu einer zusammengedrückten Bulla, die früh mit Perioticum und Squamosum verwächst und das Tympanohyale einschließt. Das Maxillare ist hoch, entsprechend den großen hypselodonten Backenzähnen mit hohen zylindrischen Prismen, accessorischen Säulen und Schmelzfaltungen. Gebiß wie bei den übrigen Cavicornia. Lacrymale groß, ohne Grube, Ethmoidallücke fehlt.

Die klassischen Studien Rütimeyers beruhten der Hauptsache nach auf der postnatalen Metamorphose des Schädels der Bovinae, welche gewissermaßen einen Wertmesser hat im Verhalten der Parietalia. Ursprünglich schieben sie sich in verhältnismäßig breiter Zone hinter die Hörner, zwischen Frontale und Occipitale, wobei sie, wie bei Antilopen, das Schädeldach fortsetzend, an der Oberfläche von oben noch deutlich sichtbar sind. Mit anderen Worten, die Knickung der Schädelachse ist noch wenig stark, wie es noch das pliocäne Rind +*Leptobos* Rütim. zu sehen gibt. Diese parieto-occipitale Zone erfuhr progressive Veränderung mit progressiver Knickung der Längsachse. Rütimeyer zerlegte danach die Bovinae in die Gruppen der *Bubalina*, *Bisontina*, *Bibovina* und *Taurina*, welche Stufen darstellen von ursprünglicher zur extremen Form, wie das Hausrind sie im Schädelbau darbietet. Dem Wesen nach sind diese Darlegungen auch heute noch gültig. Nur ist nach den späteren Untersuchungen, namentlich von Duerst, Keller, Hilzheimer, Antonius, die taxonomische Wertschätzung eine andere geworden. Es handelt sich in obengenannten Gruppen nicht um eine aufsteigende Reihe, da andere Tatsachen mitreden. Danach können wir zwei Gruppen annehmen. In der einen steht das Genus *Bubalus*, die *Büffel* umfassend. In der anderen die *Rinder*, deren 4 Untergattungen: *Bibos*, *Bos* s. str., *Poëphagus* und *Bison* von dem einen zum weit aufgefaßten Genus Bos, welches dann ungefähr der Konzeption von Linné entspricht, zusammengefaßt werden, von anderen aber zu 4 selbständigen Genera erhoben werden. — Unter Verweisung

nach Lydekkers Catalogue und Hilzheimers schöner Bearbeitung in Brehms Tierleben, kann aus diesem weiten Gebiet nur das Wichtigste angedeutet werden.

Bubalus H. Sm. Hinterhaupt abgerundet; Parietalia hinter den Hörnern von oben noch sichtbar, eine breite Zone bildend, welche das Interparietale von den Frontalia ausschließt. 13 Rippen, Schnauze breit, Schwanz mittellang mit Endquaste, Ohren groß, Haarkleid spärlich, im Alter größtenteils hinfällig, Hörner an der Basis dreieckig im Querschnitt, mit Querleisten in der basalen Hälfte.

I. *Asiatische* Büffel mit nach vorne gerichtetem Haar der Rückenlinie. Vomer und knöcherne Choanenöffnung nach hinten verschoben, letztere durch den Vomer in zwei Hälften verteilt.

B. bubalus (L.) mit dorso-ventral zusammengedrückten, nach außen gerichteten Hörnern. Im orientalischen Gebiet wild, halbwild und domestiziert. In verschiedenen Rassen: entweder mit ungeheuren Hörnern, als *Arni* bekannt, oder mit niederhängenden Hörnern oder hornlos. Identisch hiermit ist die Rasse der Sunda-Inseln, der *Karbau* (*Buffelus sondaicus* Rütim.). Der indische Büffel ist eingeführt in Ägypten, Italien, Ungarn, Süd-Rußland. Als ausgestorbene Rassen betrachtet Lydekker †*B. palaeindicus* Falc. aus dem Pliocän Indiens, Sumatras und Javas, †*B. pallasi* Baer, aus dem Plistocän Nord-Deutschlands. — †*B. platycerus* Lyd. aus dem indischen Pliocän (Siwaliks) nähert sich durch seine flache Stirn, weit getrennte, vollständig dreieckige Hornzapfen mehr dem †*B. triquetricornis* Rütim. aus dem südindischen Pliocän. Dieser hat seinen nächsten Verwandten im Mindoro-Büffel oder Tamarao der Philippinen: *B. mindorensis* Heude, einem mittelgroßen Büffel mit kurzen, kräftigen, der Hauptsache nach aufwärts gerichteten Hörnern, mit unregelmäßig grubiger Oberfläche.

Der benachbarte, Celebes bewohnende Zwergbüffel *B. depressicornis* H. Sm., der gewöhnlich zum Genus Anoa H. Sm. erhoben wird, ist als eine insulare Form zu betrachten, die zwar Degenerationserscheinungen darbietet; andererseits aber auch wieder manches Primitive bewahrt hat, was Rütimeyer dazu führte, ihr den Namen Probubalus zu geben; doch darf nicht aus dem Auge verloren werden, daß eben die kleine Körperform dem Schädel manches Primitive aufdrückt, was eigentlich juvenil ist. Eine ausgesprochen montane Form ist als *Anoa quarlesi* Ouw. beschrieben worden. Bezüglich seiner jetzigen Beschränkung auf Celebes ist wichtig, daß E. Dubois Anoareste im Plistocän Javas gefunden zu haben meint, die er †*B. santeng* Dub. nennt.

II. Neben dem eingeführten B. bubalus hat Afrika auch indigene Büffel, die sich unterscheiden durch: kürzeren, spitzen Schnauzenteil; nicht nach hinten verlagerte Choanenöffnung und Vomer; normalen Strich der Rückenhaare; weniger platte Hörner, welche namentlich beim Männchen mit dem Alter an der Basis anschwellen. Das gilt für *B. caffer* Sparrm. aus dem tropischen Afrika, südwärts von der Sahara, mit zahlreichen lokalen Rassen mit weit differenzierendem Körperbau, wie ihn der gewaltige schwarze Büffel des Kaplandes mit ungeheurem, weitausladendem Gehörn aufweist, gegenüber dem rotbraunen, mittelgroßen, daher als *B. caffer nanus* Bodd. unterschiedenen Kongo-Büffel, in dessen kleinem Gehörn die Spitzen konvergieren.

Die Abteilung der *Rinder* oder das Genus Bos L. im weiten Sinne hat ein im Querschnitt rundes oder ovales Gehörn. Die weiteren Merkmale geben Anlaß, sie in 4 Untergattungen zu zerlegen. Von diesen sind Bibos Hodgs. und Bos L. s. str. charakterisiert durch weite Ausdehnung der Frontalia, 13 Rippen, vorn und hinten von gleicher Höhe, ohne verlängerte Haare des Vorderkörpers oder der Flanken. Bei Bibos Hodgs. bilden die Parietalia noch eine breite Zone, in welche das Interparietale vorspringt, ohne das Frontale zu erreichen; der Vorderrücken bildet einen schmalen Buckel durch Verlängerung der Proc. spinosi des 3.—11. Rückenwirbels; Querschnitt der Hörner oval; die Wamme bei Wildformen unbedeutend, mit Bucht in der Kehlgegend; unterer Teil der Beine weiß. Die östlichen, auf das südliche Asien beschränkten Formen erscheinen auf dem Kontinent als *B. gaurus* H. Sm. und *B. frontalis* Lamb. Ersterer, der *Gaur*, mit einwärts gekehrten Hornspitzen, bewohnt die bewaldeten Hügelregionen der vorderindischen Halbinsel bis Malakka. Der *Gayal*, *B. frontalis* Lamb., mit gespreizten Hörnern und durchaus ebener Stirn ist nur ganz oder halb domestiziert aus gleichem Gebiete bekannt [Blanford]. — In Indo-China, Malakka und den Großen Sunda-Inseln, allerdings in Sumatra nur fossil gefunden, lebt *B. banteng* Raffl. (sondaicus Schleg. u. Müll.), der auf Bali auch domestiziert ist und von dort als „Balirind" exportiert wird und kenntlich ist an dem graurötlichen Kleid mit großem weißen Spiegelfleck auf den Hinterkeulen bis zum Schwanz.

Während die ebengenannten Wildformen Anlaß gaben zu lokal beschränkter Domestikation, ist uns Bos L. s. str. in heutiger Zeit nur in Gestalt von Haustieren bekannt, die durch weitgehende Züchtung körperlich und seelisch verändert wurden und unter dem Sammelnamen *B. taurus* L. vereinigt werden. Ihnen sind eigen im Querschnitt runde Hörner; extremste Rückbildung der parietalen Zone, so daß, wenigstens seitlich, die Frontalia auf die abgeknickte Hinterhauptfläche reichen; normaliter ist der Rücken gerade. Ihnen liegen Wildformen zugrunde, von denen aber nur eine mit Sicherheit bekannt ist: *B. primigenius* Bojan. Unter diesem Namen können wir die zahlreichen geographischen Formen verschiedenen geologischen Alters vereinigen, welche über Europa und Nord-Afrika verbreitet waren. Diese „*Ure*" hatten nahe Beziehungen zu dem indischen pliocänen †*B. planifrons* Rütim. und dem früh quartären †*B. namadicus* Falc. und seinen vorderasiatischen Verwandten. Die mitteleuropäischen Ure haben ebenfalls einen langen, schmalen Schädel, eine ebene, fast quadratische Stirn, wenig vorspringende Orbitae und einen fast geraden Zwischenhornkamm. In historischer Zeit noch weit verbreitet — worüber namentlich bei Hilzheimer und Antonius nachzusehen ist —, ging der letzte in Polen im Jahre 1627 ein. — Der Ur lieferte das Material für den sogenannten *Primigenius*-Stamm des europäischen Hausrindes. Er war schwarz mit weißem Rückenstreif, wie auch Herberstains Figur aus dem Jahre 1556 angibt; doch gab es wohl auch anders gefärbte Lokalrassen. — Aus vorderindischen Uren ging wohl der *Zebu: Bos indicus* L. hervor, von dem also keine Wildform mit Sicherheit bekannt ist. Seine Parietalzone ist durchaus taurin. Charakteristisch ist die große Länge des Schädels, der gegenüber die Breite zurücktritt; weniger maßgebend ist der Fetthöcker (Fig. 347), der zurücktreten kann. Der Zebu lieferte alle Hausrinder-Rassen Asiens und Afrikas, soweit sie nicht dem Büffel angehören: vom mittelafrikanischen Sanga, mit ungeheuren Hörnern, bis zum Zwergrind Japans. Die Einfuhr in Afrika geschah wohl

über Nordost-Afrika in einer vorläufig noch unbekannten Zeit. Für die Entstehung der europäischen Rinder rekurriert man außerdem noch auf einen sogenannten *Brachyceros*-Stamm, den man in verschiedener Weise herleitet. Vermutlich mit einigem Recht von einer Wildform +*B. brachyceros* Owen, von der man meint, pliocäne und diluviale Reste in Europa gefunden zu haben. Von den Uren unterscheiden sie sich durch geringere Größe; viel kürzeres Gehörn; vertiefte Stirn, die zwischen den Orbitae breiter ist als zwischen den Hörnern; kürzeren Schnauzenteil u. a. m.

Bei den *Bisontina* Rütimeyers läuft der Occipitalrand kaum mitten durch die Parietalia, so daß die Parietalzone in ein auf der Schädelfläche liegendes und in ein größeres Stück zerlegt wird, das mit der Hinterhauptschuppe früh verschmilzt. Hörner rund. Schultergegend buckelig gerundet; höher als der Hinterteil durch Verlängerung der Dornfortsätze nicht nur sämtlicher Brustwirbel, sondern auch des 7. Halswirbels. 14 Rückenwirbel. Schwanz rund mit Endquaste, Haarkleid dicht wollig, namentlich vorn, mit Kinnbart. Bison H. Sm.: in Nord-Amerika *B. bison* (L.) (americanus Gm.), dessen früher nach Millionen zählenden Herden stark dezimiert sind. In Mittel-Europa früher allgemein verbreitet: *B. bonasus* L., der Wisent, dessen wenig zahlreiche übriggebliebene Individuen jetzt in wenigen Exemplaren auf den Kaukasus, Litauen und Polen beschränkt sind. Eine verwandte Form +*B. sivalensis* Falc. aus dem Pliocän Indiens und Javas spricht für eine frühere weitere Verbreitung. Derselbe soll auch zu Poëphagus Gray hinführen, der sich durch langbehaarten Schwanz, lange Haare an den Flanken und im Schädelbau unterscheidet. *P. grunniens* (L.), der Grunzochse oder *Yak*, bewohnt das Hochgebirge Zentral-Asiens und ist hier auch domestiziert.

Bezüglich der *geographischen Verbreitung* der Bovinae ist wichtig, daß sie Australien und Süd-Amerika ganz fehlen, in Nord-Amerika nur durch Bison bison L. vertreten sind. Im entsprechenden Teil Europas kommt nur der jetzt fast ausgerottete Bison bonasus vor. Östlich schließt sich ihm Poëphagus grunniens an. Afrika besitzt indigen nur Bubalus in einer Art. Südost-Asien hat den reichsten Bestand. Es hat sowohl Vertreter von Bubalus als auch von Bibos, die sich bis auf die Großen Sunda-Inseln ausdehnen. Auf den Philippinen und auf Celebes erscheinen als Relikte früherer kontinentaler Verbindung Formen von Bubalus.

3. Familie: Giraffidae.

(Vellericornia.)

Die heutzutage ausschließlich in Afrika in zwei Geschlechtern vorkommenden Giraffidae entlehnen ihren Namen dem von altersher bekannten Genus Giraffa, das einen typischen Bewohner der Busch- und Baumsteppe darstellt, gleichzeitig eine Exzeßform am Ende einer ins Tertiär zurückreichenden Reihe. Weiteres Licht wurde über diese Familie verbreitet durch paläontologische Funde, namentlich aber durch die Entdeckung des zweiten Genus Okapia, aus dem äquatorialen Waldgebiet Afrikas, das erst 1902 durch Ray Lankester und Forsyth Major näher bekannt wurde.

Die Giraffidae haben ein dichtes, kurzes, geflecktes oder teilweise gestreiftes Haarkleid. Konglobierte Hautdrüsen fehlen. Der Schädel hat eine gestreckte, wenig geknickte Achse, die Parietalzone ist lang ausgedehnt, die Orbita nach vorn gelagert, oberhalb der Molaren, durch frontojugale Knochenbrücke von der Temporalgrube geschieden. Wenigstens

2 frontale Hörner, die, wie Bd. I, S. 28 dargelegt, aus zwei Elementen sich aufbauen: aus einer frontalen oder fronto-parietalen Apophyse, mit welcher später der als Os cornu (ossicone Lankester), also als Epiphyse anzusprechende subdermale Bindegewebsknochen ankylosiert und die Hauptmasse des Knochenzapfens der lateralen Hörner bildet. Sie sind, ebenso wie weitere Knochenprotuberanzen, die sich auf dem Schädel hinzugesellen können, sämtlich von behaarter Haut dauernd überzogen (Vellericornia) und wie die unterliegenden Knochen stark pneumatisiert. Lacrymale groß, das sich durch Pneumatisierung stark aufblähen kann, so daß die Tränenlöcher obliterieren; ihm fehlt eine Drüsengrube. Eine Ethmoidallücke ist vorhanden; diese schließt sich bei Männchen von Giraffa, erhält sich aber bei Okapia und beim Weibchen von Giraffa camelopardalis. Das Tympanicum ist wie bei Hirschen zu einer hohlen aber kleinen Bulla ossea aufgebläht, die durch Alisphenoid, Squamosum und Proc. paroccipitalis begrenzt wird. An letzteren Fortsatz legt sich der Proc. posttympanicus an, so daß das Mastoid zum Teil bedeckt

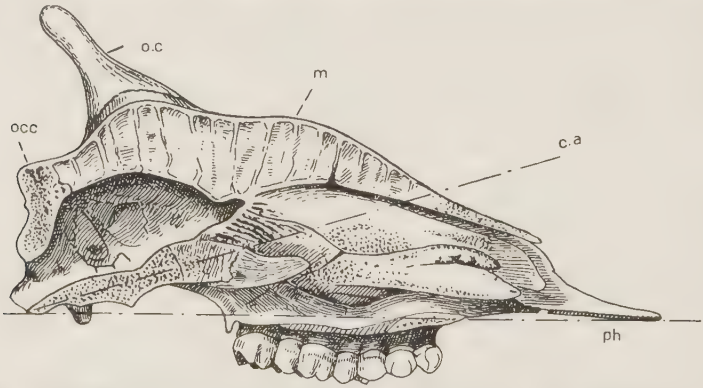


Fig. 390. Längsschnitt durch den Schädel von Giraffa zur Demonstration der pneumatischen Höhle im Nasale, Frontale und Parietale. Nach Ray Lankester. *ca* basicraniale Achse; *m* mediale Intumescenz; *oc* Os cornu, durch eine Grenzlinie von der fronto-parietalen Apophyse (Hornstiel) getrennt; *occ* Occipitale; *ph* Horizontale durch die Gaumenfläche gelegt.

wird, wie unter Artiodactyla nur noch bei Nonruminantia Der kurze äußere Gehörgang wird vom Tympanicum geliefert. Der Condylus des Hinterhauptes springt weit vor und gestattet bedeutende Streckung (Dorsalflexion) des Schädels. Im Gebiß $I\frac{0}{3}$ $C\frac{0}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ fehlen die oberen C, die unteren haben durch einen Einschnitt eine einigermaßen zweilappige Krone. Backenzähne brachyodont, obere ohne innere Styli. Laterale Digiti fehlen vollständig. Gallenblase fehlt meist. Es sind Paßgänger, mit freien, nicht durch eine Spannhaut mit dem Unterleib verbundenen Oberschenkeln.

Taxonomie.

Das brachyodonte Gebiß, namentlich aber seine eigenartige Auffassung des Gehörns, führte Rütimeyer dazu, die Giraffen den Cervidae anzureihen und nahe Beziehungen, speziell zu Alces zu suchen. Die Übereinstimmungen sind aber nur sehr allgemeiner Art und deuten höchstens auf einen — auch historisch gesprochen — sehr entfernten Zusammenhang. Dazu kommt, daß die zwei recenten Genera engen Anschluß an miocäne Arten bieten

und nötigen, sie als einen selbständigen Zweig der Ruminantia zu betrachten, der entfernte Verwandtschaft mit den Cervidae haben mag.

Okapia R. Lank. Die Hornzapfen der zwei lateralen Hörner sitzen ausschließlich auf dem Frontale und treten nur beim Männchen auf. Ihre Spitze trägt eine elfenbeinharte nackte Knochenkappe, die vielleicht zeitweilig abgeworfen wird. Ein medianes Horn fehlt. Wurzel der Nasalia nur median angeschwollen. Ethmoidallücke bleibend. Pneumatisierung des Frontale unbedeutend. Vordere Extremitäten kaum länger als die hinteren. Hals von normaler Länge. Ohren lang. Männchen kleiner als Weibchen. Das Wenige, was wir über die Weichteile wissen, verdanken wir Burne (1917), der ausdrücklich hervorhebt, daß diese auf eine sehr enge Verwandtschaft zwischen Okapia und Giraffa weist. *O. johnstoni*

Fig. 391. Okapia johnstoni Scl., Männchen. $^1/_5$ nat. Gr. Nach Forsyth Major. *f* Frontale; *i* Intermaxillare; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *n* Nasale; *p* Parietale; *s* Squamosum.

Scl. Hintergliedmaßen bis zum Sprunggelenk, sowie Vorderarme quergestreift, Hals und Rumpf einfarbig braun. Mähne fehlt. Aus der Waldregion Zentral-Afrikas (Semliki).

Giraffa Zimmerm. (Camelopardalis Schreb.) In Abweichung von den übrigen Pecora entstehen die lateralen Hörner, welche beide Geschlechter besitzen, als Intumeszenz des Parietale, die sich auf das Frontale ausdehnt, so daß sie mit ihrem apophytischen Teil über der Kranznaht zu liegen kommen. Mit ihrem peripheren Teil ankylosiert als Epiphyse das subintegumentale Os cornu (I, S. 26). In gleicher Weise entsteht das mediane, fronto-nasale Horn, das ebenfalls mit behaarter Haut bedeckt ist. Ethmoidallücke schwindet, wenigstens beim Männchen. Die Pneumatisierung erreicht das Hinterhaupt und die fronto-parietalen Hornzapfen (Fig. 390). Hals und Extremitäten stark verlängert. Durch Erhöhung der Vorderhand fällt die Rückenlinie des kurzen Rumpfes stark nach hinten ab. Färbung auffällig durch braune Flecken, die durch helle Zwischenräume von verschiedener Ausdehnung getrennt sind. Bei *G. reticulata* de Wint. von Ost-Afrika, zwischen Somaliland und Kenia, sind diese Zwischenräume reduziert auf

ein subquadratisches Netzwerk weißer Linien auf rotbraunem Grunde; das mediane Horn ist gut ausgebildet. Die übrigen zahlreichen lokalen Farbenvarietäten sind über den größten Teil des äquatorialen Afrikas mit Ausnahme der Waldregion und des Gebietes südlich vom Oranje-Fluß verbreitet. Sie können als *G. camelopardalis* (L.) zusammengefaßt werden. Gemeinsam ist ihnen eine helle Grundfärbung mit dunkleren, verschieden geformten braunen Flecken. Das mediane Horn ist entweder gut ausgebildet (sogenannte dreihörnige G.) oder rudimentär wie bei *G. c. capensis* Gray (zweihörnige G.), oder es tritt überdies ein Paar occipitaler Hörner auf: (fünfhörnig) wie bei *G. c. wardi* Lyd. u. a

Vorgeschichte.

Zunächst sei hervorgehoben, daß Giraffa Zimm. (Camelopardalis Schreb.) im Unterpliocän mit verschiedenen Arten Griechenland, Samos, Bessarabien, Persien, das nördliche Indien und China bewohnte; daher wohl asiatischen Ursprungs ist, worauf auch ihre nächsten Verwandten + *Progiraffa* Pilgr. (Palaeomeryx Lydek.) aus den unteren Siwalikschichten und + *Orasius* Wagn. von Pikermi hinweisen. Bezüglich Okapia hat F. Major nachgewiesen, daß dieses Genus eine intermediäre Stellung einnimmt zwischen Giraffa und dem unterpliocänen + *Samotherium* F. Maj. mit ähnlicher Verbreitung wie die asiatischen Vertreter von Giraffa. Bei + Samotherium waren die Weibchen hornlos, fingen aber an Hörner auszubilden; beim Männchen saßen die Hornzapfen über den Orbitae auf dem Frontale, ähnlich wie bei Okapia. Auch war bei + Samotherium die Pneumatisierung des Frontale noch unbedeutend, Hals und Extremitäten nicht verlängert. Diese Andeutung gilt auch für den nahverwandten + *Palaeotragus* Gaudry aus dem Unterpliocän von Griechenland und Bessarabien, der sich von + Samotherium unterscheidet durch die occipitale Einschnürung. Seine lateralen Hörner waren ebenfalls frontal und bauten sich wie bei + Samotherium aus zwei Elementen auf, also wie bei Giraffen, mit denen sie auch darin übereinstimmen, daß die Hörner durch einen sehr breiten intercornualen Raum getrennt sind. Vielleicht hatten diese europäischen und asiatischen Tiere frühe Beziehungen zu Afrika, wofür die pliocänen nordafrikanischen Reste von + *Libytherium* Pomel sprechen würden. Einem anderen Kreis gehört das hornlose + *Helladotherium* Gaudry an, aus dem Unterpliocän von Griechenland bis Vorderindien.

Fig. 392. Schädel und Unterkiefer von Samotherium Boissieri aus dem Unterpliocän von Samos, stark verkleinert. Nach J. C. Forsyth Major.

Betrachtung dieser näher oder entfernter zusammenhängenden Tiere legt dar, daß die heutigen Giraffidae in zwei getrennten Zweigen von diesen abstammen, und zwar von den primitivsten kleinen Formen mit mehr oder weniger brachyodonten plumpen Zähnen, welche an die der Cervidae erinnern, sowie mit zweilappigen unteren C. Ihre Extremitäten und ihr Hals

waren nicht verlängert; der Schädel mit nicht geknickter Achse, kaum pneumatisiert, flach mit verlängerter parietaler und occipitaler Region. Anfänglich hornlos, entwickelten sich beim Männchen auf dem Frontale die lateralen Haupthörner aus einem apophytischen und epiphytischen Teil. Dieser Zustand blieb bei Okapia als Repräsentant der Unterfamilie **Okapiinae.**

Bei Giraffa erhielt auch das Weibchen die Haupthörner, die aber frontoparietal entstanden (s. oben): zweihörniger Zustand. Sogenannt dreihörnig wurde er durch das mediane fronto-nasale Horn; endlich fünfhörnig durch Ausbildung von 2 occipitalen Hörnern. Diese Gruppe von Tieren, die wir als Unterfamilie **Giraffinae** zusammenfassen können, beginnen nach unserer derzeitigen Kenntnis im Unterpliocän Süd-Europas und Asiens. Ihre weiter zurückgreifende Genealogie ist unsicher.

Hieran schließt die Unterfamilie der +**Sivatheriinae** an, in den drei Genera +*Sivatherium* Falc., +*Bramatherium* Falc. und +*Hydaspitherium* Lyd., namentlich aus den Siwalikschichten bekannt. Von den Giraffinae unterscheiden sie sich durch ein brachyodontes aber massives Gebiß, durch weit nach hinten ausgedehnte Frontalia mit entsprechend weit nach hinten verschobenen fronto-parietalen Hornzapfen, die teilweise geweihartig waren, und vom ausgedehnten Frontalsinus aus pneumatisiert. Sie können auf gemeinsamer Basis stehen. Die Möglichkeit besteht, daß die Haupthörner von +Sivatherium auf ihren geweihartigen „Sprossen" oder „Enden" periodisch sich erneuernde Hornscheiden trugen. Ein Paar konischer frontaler Hörner konnte oberhalb der Orbitae auftreten.

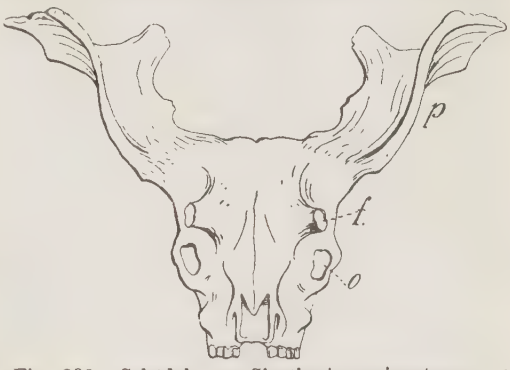


Fig. 393. Schädel von Sivatherium giganteum von vorn. 1/5 nat. Gr. Nach Falconer. *f* frontale Hörner; *o* Orbita; *p* geweihartige parietale Hörner.

Als vermutliche Ahnen der +Sivatheriinae wird von Schlosser die Unterfamilie der +**Protoceratinae** angesehen, die von anderen den Hypertragulidae oder den Cervidae zugerechnet werden (s. Hypertragulidae).

4. Familie: +Hypertragulidae.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die systematische und phylogenetische Stellung der +Hypertraguliden ist bis heute noch nicht mit wünschenswerter Klarheit erfaßt und dargestellt worden. Es ist überaus bezeichnend, daß die Ansichten der besten Kenner der fossilen Säugetiere über den Inhalt dieser als Familie zusammengefaßten Gruppe so weit differieren und daß über die verwandtschaftlichen Beziehungen der +Hypertraguliden zu den Hirschen, zu den Traguliden, zu den Cameliden und zu den Antilocapriden so verschiedene Meinungen geäußert worden sind. Diese Unsicherheit pflegt immer bei jenen Gruppen der Fall zu sein, die nach verschiedenen Richtungen hin Anknüpfungen ermöglichen und nicht nur eine Art von Mittelstellung

einnehmen, sondern sich mehr oder weniger als eine Ahnengruppe oder Stammgruppe darstellen. Erst in allerletzter Zeit sind durch Funde im Alttertiär der Mongolei die Schleier etwas gehoben worden, die noch immer über der Frage nach der Herkunft und Abstammung der Artiodactyla liegen, und es ist insbesondere die Gattung +*Archaeomeryx*, von der Matthew und Granger (1925) gesagt haben:

„Diese Gattung ist von ungewöhnlichem Interesse, da sie dem Ahnentypus der Pecora sehr nahe zu stehen scheint. Sie hat den bezeichnenden Pecora-Tragulidencharakter in der Verschmelzung von Naviculare und Cuboid bereits erworben, hat aber daneben die getrennten Mittelfinger und ein vollständiges Seitenfingerpaar bewahrt; Ulna und Fibula sind primitiver als bei irgendeiner anderen Form der Pecora; die oberen Incisiven sind noch vorhanden, die Prämolaren weisen einen primitiven Kronenbau auf und die Molaren sind brachyselenodont. Es fehlen alle aberranten Spezialisationen, die alle bisher bekannten eocänen Gattungen von der direkten Ahnengruppe der Pecora ausgeschlossen haben, und glücklicherweise sind die osteologischen und odontologischen Merkmale gut bestimmbar, da das Material ungewöhnlich vollständig ist; daher können die verwandtschaftlichen Beziehungen sehr befriedigend ermittelt werden. Soweit es die höheren Wiederkäuer betrifft, bildet +Archaeomeryx einen handgreiflichen und wirklich überzeugenden Beweis für die Richtigkeit der Theorie von einem asiatischen Entstehungszentrum."

Fig. 394. Syndyoceras, ein Protoceratine aus den Daemonelix-Beds von Sioux-County, Nebraska. Nach E. H. Barbour.

Angehörige der +Hypertragulidae sind, allerdings spärlich, aus dem Oligocän Europas, in größerer Zahl aber aus dem Obermiocän bis zum Untermiocän Nord-Amerikas bekannt geworden. Die Angehörigen der Familie umfassen fast durchaus Formen von kleiner Körpergröße. Unsicher bleibt einstweilen nur die Abgrenzung der folgenden Stämme:

I. Unterfamilie: +**Protoceratinae.** — Dieser Stamm, der sich in Nord-Amerika vom Obereocän bis in das Untermiocän verfolgen läßt, endet mit einer höchst eigenartig spezialisierten Gattung, +*Syndyoceras* Barb. aus den Lower Harrison Beds (Daemonelix-Schichten) von Nebraska. Von der Oberseite des Schädels entspringen zwei Paar schlanker, sichelförmig gebogener Knochenzapfen, die aller Wahrscheinlichkeit nach keine Hornscheiden trugen, sondern, ebenso wie die Knochenzapfen der Giraffenschädel, von Haut umkleidet gewesen sind. Das vordere Zapfenpaar steht

auf den Oberkieferknochen und divergiert stark nach außen, während das hintere Zapfenpaar oberhalb der Augenhöhlen, die hinten geschlossen sind, seinen Ursprung nimmt und in der Einwärtsbiegung und Stellung etwas an Rinderhörner erinnert. Da bisher nur ein Schädel bekannt ist, der wahrscheinlich einem Männchen angehörte, ist es unmöglich, zu entscheiden, ob das Weibchen gehörnt war oder nicht, was wahrscheinlicher ist. Die Orbita bildet einen nach außen vorspringenden Trichter. Trotz der auffallenden Kürze der Nasalia kann doch nicht auf das Vorhandensein eines Rüssels geschlossen werden, denn die Nasenhöhle erscheint durch eine die Basen der beiden vorderen Nasenzapfen verbindende Knochenbrücke in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt geteilt, eine Erscheinung, die unter den Säugetieren ohne Beispiel dasteht. Die oberen I fehlen, aber der kleine C bildet mit seinem Antagonisten im Unterkiefer, dem unteren $P_{\overline{1}}$, einen Hauerapparat, während der untere C, wie so oft bei Paarhufern, in den Schneidezahnabschnitt einbezogen und incisiviform geworden ist. Die Backenzähne sind brachyodont, der Schmelz gerunzelt. Der Arm ist unbekannt, aber das Hinterbein liegt vor und erscheint im Vergleiche zu dem großen und langen Schädel in seiner Gesamtproportion sehr kurz und stämmig. Die beiden Metatarsalia sind koossifiziert und die Zehen enden in Hufe ähnlich wie bei den Hirschen oder Antilopen. In die Gruppe von Formen, die als Vorfahren von Syndyoceras in Betracht kommen, gehört zunächst die gut bekannte Gattung + *Protoceras* Marsh aus dem Oberoligocän Nord-Amerikas, wenn es auch nicht wahrscheinlich ist, daß diese Gattung der direkte Vorfahre ist. Bei + *Protoceras celer* Marsh sind die vorderen Schädelzapfen massiv und erinnern in ihrer Gesamtform an die Protuberanzen, die sich oberhalb der Eckzähne mancher Schweine (z. B. Sus erymanthius aus dem Unterpliocän von Pikermi in Attika) finden; sie entspringen auch hier, wie bei Syndyoceras, von den Oberkieferknochen und die Nasalia treten mit diesem Zapfenpaar nicht in Verbindung. Dagegen erhebt sich an der Grenze zwischen Nasale und Frontale (vgl. Fig. 395) ein zweites, aber nur kleines Paar von Knochenzapfen, das bei Syndyoceras

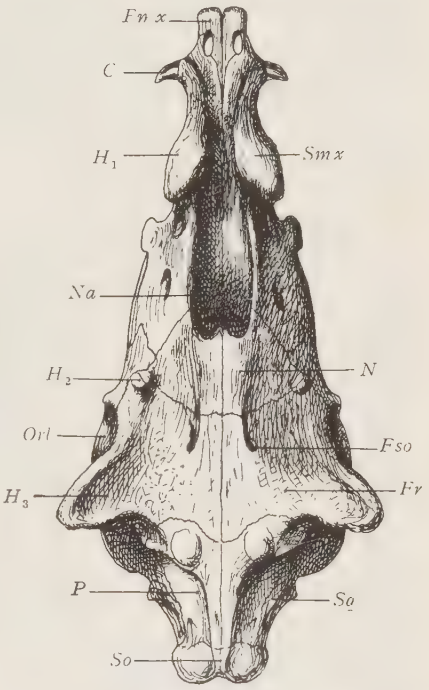


Fig. 395. Schädel von Protoceras celer Marsh, von oben gesehen. Oberoligocän (Protoceras-Sandstone) der White River-Formation, Süddakota. Ungefähr $^3/_8$ d. nat. Gr. *C* Canin; *Fr* Frontale; *Fso* Foramen supraorbitale; H_1, H_2, H_3 erstes bis drittes Schädelzapfenpaar; *P* Parietale; *Pmx* Prämaxillare; *Smx* Supramaxillare; *Na* Nasenöffnung; *N* Nasale; *Orb* Orbita; *So* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum. Nach einer Zeichnung von O. C. Marsh, umgezeichnet.

fehlt; das dritte, große Zapfenpaar entspringt von den Stirnbeinen und divergiert stark nach außen. Das Weibchen hatte nur schwache Schädelprotuberanzen. Das Gebiß stimmt mit dem von Syndyoceras überein, nur waren die oberen Hauer stärker entwickelt. Das Weibchen hatte keine Hauer. Hand vierfingerig, Radius und Ulna im Verschmelzungsstadium, Hinterfuß zweizehig, Fibula durch Reduktion verloren gegangen, Metatarsalia noch nicht zu einem „Kanonenbein" vereinigt. Zweites und fünftes Metatarsale als Griffelbeine entwickelt.

II. Unterfamilie: +**Hypertragulinae.** — Die Stellung dieser Unterfamilie war lange unsicher; sie wurde von manchen zu den Tragulidae, von anderen zu den Cervidae gestellt. +*Hypertragulus* Cope aus dem Untermiocän Nord-Amerikas erinnert in vielen Merkmalen des Schädelbaues an die Camelidae, und der Steilabfall der Schnauze hat dem Tiere wohl einen lamaartigen Habitus verliehen; trotzdem fügt sich +Hypertragulus besser in die Verwandtschaft der +Protoceratinae, +Leptomerycinae und +Hypisodinae ein, als wenn wir diese Gattung zu den Kamelen oder Hirschen stellen wollten.

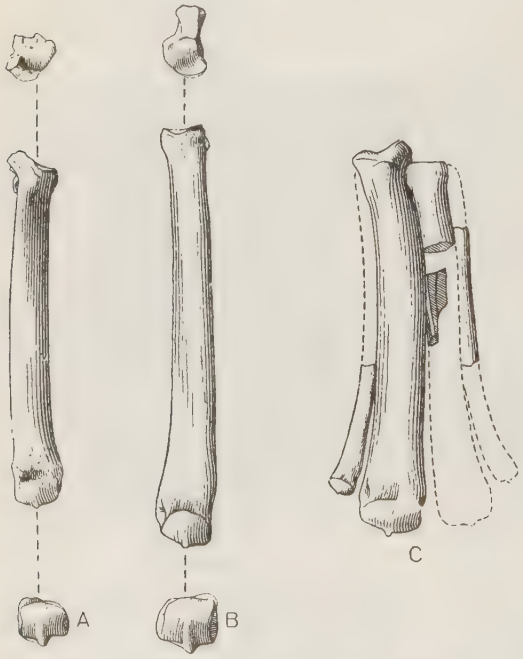


Fig. 396. Lophiomeryx angarae nach Matthew u. Granger. Nat. Gr. A Metacarpale III, proximale, dorsale und distale Ansicht. B Desgleichen Metatarsale IV. C Metacarpalia in Artikulation, unvollständig, mit Andeutung der relativen Größe der lateralen Finger.

III. Unterfamilie: +**Leptomerycinae.** — Die Körpergröße der Angehörigen dieser Unterfamilie hat die eines Kaninchens selten überschritten. Auch diese Gruppe hat das Oligocän nicht überlebt; sie war bis vor kurzem nur aus Nord-Amerika und Europa bekannt, doch sind seit 1923 mehrere Vertreter dieses Stammes aus dem Alttertiär der Mongolei beschrieben worden (+*Eumeryx* M. et Gr., +Lophiomeryx angarae M. et Gr., +L. gobiae M. et Gr., +Miomeryx altaicus M. et Gr.). Der primitive Charakter aller Merkmale des Schädels und Gebisses hat bisher der richtigen systematischen Einreihung und der Erkenntnis der stammesgeschichtlichen Rolle dieser kleinen Paarhufer außerordentliche Schwierigkeiten bereitet und es scheint so, als ob wir auch heute noch nicht in der Lage wären, ein abschließendes Urteil über diese Fragen abzugeben. So bildet z. B. die Einreihung und der engere Vergleich der mongolischen Arten der Gattung

+*Lophiomeryx* Pom. mit der europäischen (+Lophiomeryx chalaniati Pom. aus dem Oligocän Frankreichs) große Schwierigkeiten, da Beziehungen zu +Prodremotherium, +Gelocus, +Leptomeryx bestehen; die Gattung +*Miomeryx* M. et Gr. steht der Gattung +*Bachitherium* Filh. aus den französischen Phosphoriten nahe; die 1925 von Matthew und Granger aus dem Eocän der Mongolei beschriebene neue Gattung +*Archaeomeryx* (+A. optatus M. et Gr.) wird sogar als eine ausgesprochene Ahnentype der Pecora bezeichnet (s. oben), da sie den Charakter des vereinigten Naviculare und Cuboideums besitzt, der für die Gruppe der Pecora und speziell für die Tragulidae bezeichnend ist, und weil sie ferner in der Hand vier Finger in einem noch sehr primitiven Zustand enthält, Ulna und Fibula fast gar nicht reduziert zeigt, die oberen Incisiven besitzt, die frühzeitig bei den Pecora verloren gegangen sind, Prämolaren von einem sehr primitiven Bau aufweist und Molaren trägt, die einen sehr primitiven, brachyselenodonten Bau zeigen. Von allen in den letzten Jahren in Ostasien entdeckten Säugetieren der Alttertiärzeit ist daher +Archaeomeryx optatus vielleicht das in stammesgeschichtlicher Hinsicht bedeutungsvollste. Freilich wird sich noch vieles in unseren systematischen Gruppierungen ändern, wenn sich die Funde derartiger primitiver Paarhufer in Ostasien mehren.

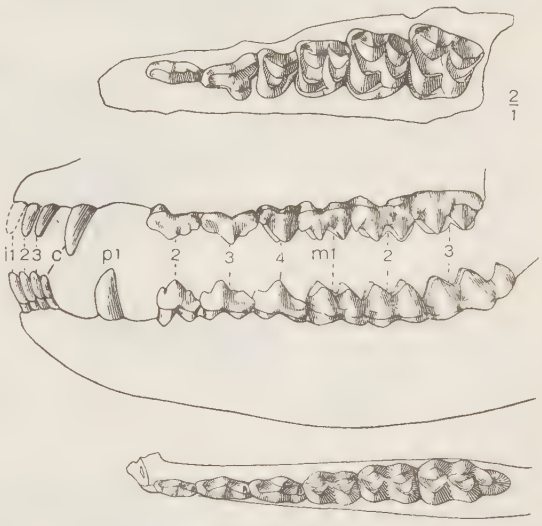


Fig. 397. Archaeomeryx optatus. Nach Matthew und Granger, × 2. Oberes und unteres Gebiß, die Frontalzähne sind ergänzt nach einem anderen Exemplar.

In dieselbe Gruppe müssen wir nun auch den schon seit längerer Zeit bekannten +*Blastomeryx* Cope aus dem Untermiocän Nord-Amerikas stellen, der früher den Hirschen eingereiht worden ist. W. B. Scott hat diese Gattung als eine Ahnenform der nordamerikanischen Cerviden betrachtet; Schlosser reiht sie den +Hypertragulidae ein. Die Schwierigkeit der richtigen Beurteilung ist deshalb groß, weil verschiedene Arten aus dem jüngeren Miocän und aus dem Pliocän Nord-Amerikas mit +Blastomeryx vereinigt worden sind, die aber anderen Stammeslinien angehören (+Dromomeryx Dougl., +Aletomeryx Lull usw.). Sehen wir von diesen Gattungen mit noch ganz unsicherer Stellung ab und beschränken wir uns auf Merkmale von +Blastomeryx, wie sie von W. D. Matthew (1908) dargelegt worden sind, so ist folgendes über +Blastomeryx zu sagen:

Die allgemeinen Verhältnisse des Schädels erinnern an Moschus und an +Dremotherium. Gesicht im Vorderteil hoch und kurz, Cranium relativ lang, mit niederer Sagittalcrista und schwach vorspringendem Hinterhaupt. Keine Spuren von Schädelzapfen oder Hörnern, mit Ausnahme

einer schwachen Auftreibung oberhalb der Orbitae. Obere Caninen groß, hauerartig wie bei Moschus, Muntiacus (Muntjak), +Dremotherium usw. Oberer Teil des Zwischenkiefers wie bei Moschus. Nasalia lang, schlank, schmal, durchaus formverschieden von denen der modernen Cervidae, sehr ähnlich denen von +Leptomeryx. Große Fossa praelacrymalis. Basicranialregion sehr primitiv, sehr ähnlich +Leptomeryx. Basioccipitale und Basisphenoid in derselben Ebene gelegen wie die Palatina. Tympanicum als Bulla entwickelt, stark aufgeblasen, fast halbkugelförmig, Meatus auditorius externus lang, zylindrisch; die modernen Hirsche zeigen verschiedene Stufen der Reduktion und Abflachung der Bulla und des Meatus auditorius sowie Vergrößerung der Stylohyoidgrube, die bei +Blastomeryx relativ klein ist. Im Vergleiche zu +Blastomeryx weisen die modernen Hirsche eine Verkürzung der Schädelbasis in verschieden hohem Grade auf, daneben aber eine Verlängerung des Gesichtsschädels und eine

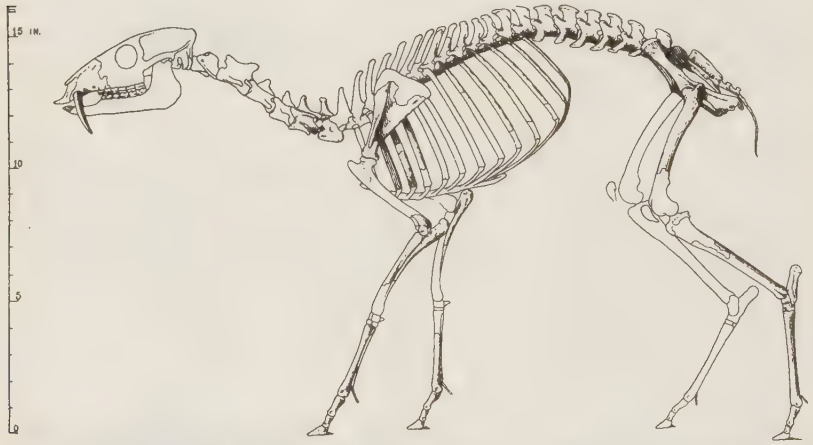


Fig 398. Rekonstruktion des Skeletes von Blastomeryx advena aus den oberen Rosebud-Beds der Indianer-Reservation „Pine Ridge“ in Süddakota. Nach W. D. Matthew.

zunehmende Abknickung bzw. Winkelung der basifacialen und basicranialen Achse.

Der Unterkiefer von +Blastomeryx ist relativ hoch und kurz und im vorderen Teile massiver als bei den modernen Hirschen; im Vergleiche zu diesen ist ferner der Processus coronoideus breit und kurz, der Condylus occipitalis relativ klein.

Die Bezahnung hat die Formel $\frac{0.1.\ 3.\ 3}{3.1.4-3.3}$. Die unteren I sind klein und stark nach vorne geneigt, der untere C in den Incisivenabschnitt eingeschlossen, während der obere C groß und stark, ähnlich wie bei Moschus, ausgebildet ist. Die oberen P sind relativ einfach gebaut, sehr ähnlich denen von +Dremotherium, der zweite mit einem kleinen Innenhöcker, der dem Innencreszent entspricht, der dritte mit einem irregulären und unvollständigen Innencreszent, das durch das vom Innenhöcker auslaufende Cingulum gebildet wird, während das innere Cingulum am vierten unteren P vollständig und gut entwickelt ist. Die modernen Hirsche zeigen verschiedene im Vergleiche zu +Blastomeryx vorgeschrittene Spezialisations-

stufen der unteren Prämolaren, am meisten spezialisiert bei Rangifer, wo die Innencreszents an allen drei P gleich stark und einheitlich ausgebildet erscheinen. Die Molaren sind brachyodont, ziemlich gleichförmig gestaltet und durchaus von gleicher Kronenhöhe. Bei den untermiocänen

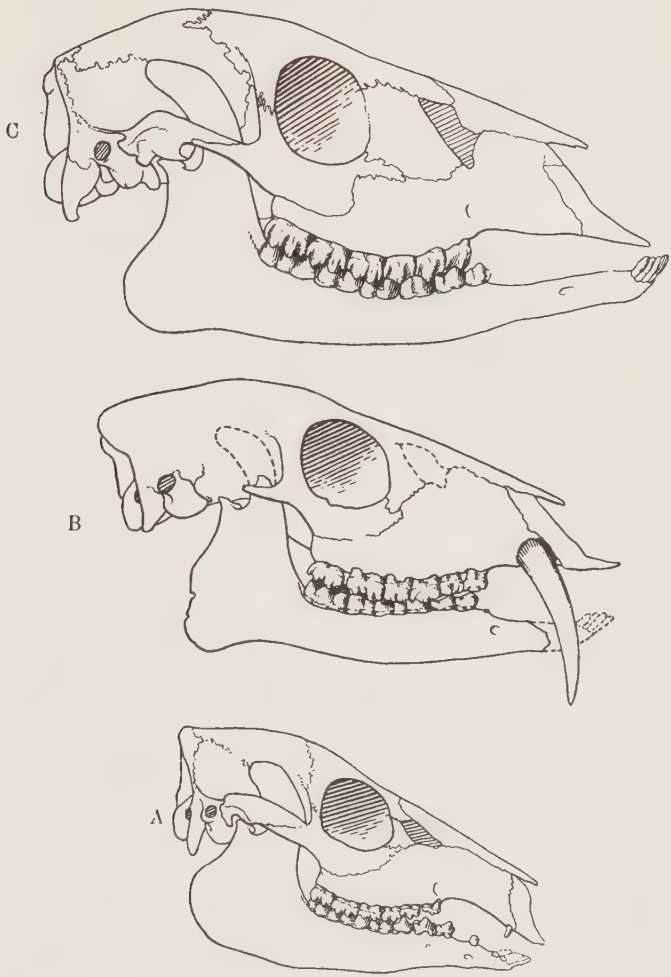


Fig. 399. Vergleich dreier amerikanischer Cerviden-Schädel. A Leptomeryx Evansi, Mitteloligocän (Oreodonzone) Nord-Amerikas; B Blastomeryx primus, Untermiocän (Upper Rosebud-Beds der Indianer-Reservation „Pine Ridge") Süddakotas; C Mazama nemorivaga, Holocän Süd-Amerikas. Halbe nat. Gr. Nach W. D. Matthew. 1908.

Arten von +Blastomeryx (+B. advena Matthew, +B. primus M., +B. olcotti M.) sind Spuren der „Palaeomeryxfalte" (s. darüber bei den fossilen Cervidae) vorhanden. Diese Spuren oder „Minutiale" [Abel] sind wohl als entstehende Bildungen oder „Orimente" [Abel] zu deuten. Im allgemeinen gleichen die Zähne von +Blastomeryx sehr denen von +Dremotherium und +Amphitragulus.

Von den übrigen osteologischen Merkmalen sei besonders auf die Gliedmaßen verwiesen. In der Scapula ist die Spina auffallend lang (länger als bei Cervulus, Mazama und Cephalophus); Ulna und Radius sind der ganzen Länge nach getrennt, aber der Schaft der Ulna ist bereits sehr dünn und flach. Der Metacarpus ist sehr primitiv gebaut; die Seitenfinger waren allem Anschein nach vollständig ausgebildet und weniger als bei Tragulus reduziert; gleichwohl waren die beiden mittleren Metacarpalia zu einem Kanonenbein verschmolzen und von ausgesprochenem Pecora-Habitus. Alle Metacarpalia, auch die seitlichen, trugen wohl ausgebildete distale „Laufkiele". So erweist sich in dieser Hinsicht +Blastomeryx viel primitiver als z. B. +Dremotherium und Moschus. Bei höher spezialisierten Formen wie Antilocapra und Giraffa sind die seitlichen Finger ganz verloren gegangen.

Das Becken von +Blastomeryx zeigt ausgesprochene Merkmale der Pecora und unterscheidet sich sehr bestimmt von dem der Tragulidae durch die andere Winkelung der Prä- und Postacetabular-Brücken, der Form des Oberendes des Ilium und die größere Entwicklung der oberen Iliumplatte.

Wie so häufig ist auch bei +Blastomeryx der Hinterfuß weiter in der Spezialisation vorgeschritten als der Vorderfuß; die Seitenzehen sind zu kurzen proximalen Griffeln reduziert; ob auch distale Rudimente vorhanden waren, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, da die von Matthew untersuchten Exemplare in dieser Region unvollständig erhalten sind. Der Tarsus hat große Ähnlichkeiten mit +Merycodus und kleineren, primitiven Cerviden. Der Metatarsus hat ausgesprochenen Pecora-Charakter.

Die im Untermiocän Nord-Amerikas häufige Gattung +Blastomeryx ist im Obermiocän Nord-Amerikas durch eine größere Art, +B. Wellsi Matthew, vertreten und läßt sich vielleicht noch bis in das Pliocän verfolgen. Vier andere Arten (früher mit +Blastomeryx vereinigt) werden von Douglass (1909) zu +*Dromomeryx* Douglass gestellt: +D. antilopinus Scott, +D. borealis Cope, +D. americanus D. und +D. madisonius D. Es scheinen bei den von Scott beschriebenen Arten nach R. S. Lull (1920) engere Beziehungen zu +*Aletomeryx* Lull, also zu den Antilocaprinae, vorzuliegen.

Matthew hat mit Recht darauf hingewiesen (1926), daß bei der Frage nach dem Verlaufe und den Ursachen der Einwanderung gewisser Säugetierstämme aus Ost-Asien nach Nord-Amerika (und dies ist überhaupt zu verallgemeinern) viel zu wenig Rücksicht auf die Frage nach den Einflüssen der Umweltsfaktoren genommen zu werden pflegt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß manche uns einstweilen als problematisch erscheinende Vorgänge in der Geschichte der Säugetierstämme und so speziell auch in der Geschichte der Pecora auf Rechnung der allgemeinen Verhältnisse der Vegetation und des Feuchtigkeitsgrades des Klimas zu setzen sind und daß wir erst hoffen können, in diese Rätsel einen genaueren Einblick zu erhalten, wenn mehr als bisher diesen paläobiologischen Fragen Aufmerksamkeit geschenkt werden wird.

IV. Unterfamilie: +**Hypisodinae.** — Ist schon die systematische Stellung der bisher besprochenen Unterfamilien, die hier mit Scott (1913) in der „Familie" der +Hypertragulidae zusammengefaßt werden, noch recht unsicher, so gilt dies in noch viel höherem Grade von der letzten Gruppe, die durch die Gattung +*Hypisodus* Cope aus dem Oligocän Nord-Amerikas repräsentiert wird. +Hypisodus ist noch kleiner als die bisher besprochenen

Formen und ist schon von E. D. Cope (1873) als „der kleinste Paarhufer" beschrieben worden; das Tier erreichte kaum die Größe eines Kaninchens. + Hypisodus ist bis jetzt der einzige aus dem Oligocän bekannte Paarhufer mit ausgesprochen hypsodonten Backenzähnen, was auf die Angewöhnung an eine sehr harte, also wahrscheinlich aus Gramineen bestehende Nahrung hinweist [E. L. Troxell 1920]. Erst bei den untermiocänen Paarhufern wird die Hypsodontie eine verbreitete Anpassung.

Zu den Eigentümlichkeiten von + Hypisodus gehört vor allem das aus 10 uniformen Zähnen bestehende untere Vordergebiß, das jederseits neben den 3 I und 1 C noch den vordersten P umfaßt. Mit Ausnahme des im Untermiocän von Nebraska gefundenen „Gazellenkamels" + Stenomylus Hitchcocki Loomis ist dieser Bau des Vordergebisses bei keinem anderen Säugetier bekannt geworden.

Besonders auffallend ist ferner die enorme Entwicklung der Bulla. Dies spricht entschieden für einen Aufenthalt in Steppen oder Wüsten, denn nur bei solchen Säugetieren ist eine gleichartige Vergrößerung der Bulla zu beobachten. Bis jetzt sind zwei Arten, beide aus dem Oligocän (White River Beds) Nord-Amerikas beschrieben worden: + Hypisodus minimus Cope (Fig. 400) und + H. alacer Troxell. Leider sind die Skeletreste nicht sehr vollständig, so daß nur festgestellt werden kann, daß die beiden mittleren Metatarsalia noch getrennt sind, aber doch schon dicht aneinander liegen (vielleicht verschmelzen sie bei höherem Alter des Individuums), so daß also bei + Hypisodus ein „Kanonenbein" noch nicht zur Ausbildung gelangt war. Indessen ist schon hier Naviculare und Cuboideum koossifiziert, ein typisches Kennzeichen der Pecora. Radius und Ulna, ebenso Tibia und Fibula sind untereinander verwachsen.

Fig. 400. Hypisodus minimus aus dem Oligocän (White River-Beds) von Colorado. $^3/_4$ nat. Gr. Nach E. D. Cope.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieses ältesten hypsodonten Paarhufers sind noch immer nicht aufgeklärt. Die Gattung wurde mit den Kamelen, mit den Traguliden und mit dem Seitenzweig der „Gazellenkamele" (+ Stenomylus) in genetische Beziehungen gebracht. Indessen ist + Hypisodus, worauf Troxell hinweist, bereits höher spezialisiert als echte Camelidae derselben geologischen Zeit und kann daher nicht als unmittelbarer Vorfahre der Camelidae angesprochen werden. Andererseits bestehen engere Beziehungen zu + Leptomeryx und + Hypertragulus und, wenn auch in geringerem Maße, Ähnlichkeiten mit + Heteromeryx. Ob die Ähnlichkeiten mit der kleinen abyssinischen Antilope Madoqua auf Verwandtschaft hinweisen, wie Troxell vermutet, ist noch fraglich. Immerhin stellt sich uns + Hypisodus als ein in mancher Hinsicht (z. B. große Bulla, Vordergebiß des Unterkiefers aus 10 Zähnen bestehend) spezialisierter, aber doch in den Grundzügen sehr primitiver Paarhufer dar, der noch am ehesten mit den anderen in der Familie der + Hypertraguliden vereinigten Stämmen zu einer einheitlichen Gruppe zusammengeschlossen werden darf, die der Ahnengruppe der Pecora außerordentlich nahesteht, wenn nicht überhaupt die Ahnen der Ruminantier in ihr selbst zu suchen sind.

5. Familie: + Oreodontidae.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die + Oreodontidae stellen eine merkwürdig spezialisierte, durchaus auf Nord-Amerika beschränkt gebliebene Gruppe selenodonter Paarhufer dar, die im Obereocän zum ersten Male erscheint, im Oligocän außerordentlich an Bedeutung gewinnt, im unteren Miocän ebenfalls noch sehr häufig ist und von da ab zurückgeht, bis sie im Unterpliocän wieder verschwindet. Bis jetzt hat man ungefähr 30 Gattungen mit zusammen etwa 100 Arten unterschieden, die sich auf mehrere divergente Stammesreihen verteilen.

Der allgemeine Charakter der + Oreodontiden läßt sich dahin zusammenfassen, daß es Tiere waren, die in ihrer Körpergröße zwischen einer Hauskatze und einem Wildschwein schwankten; die allgemeine Körpergestalt (Fig. 401) ist durch einen langgestreckten Körper mit relativ

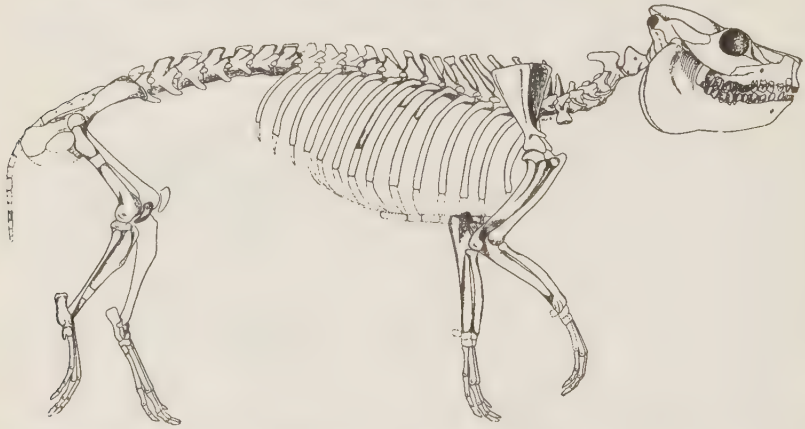


Fig. 401. Rekonstruktion des Skeletes von Leptauchenia decora, einem Oreodontiden aus dem Untermiocän beim Corral Draw in den Bad Lands von Süd-Dakota. Ungefähr $^1/_6$ nat. Gr. Nach W. J. Sinclair, 1910.

niedrigen Gliedmaßen und großem Schädel gekennzeichnet. Die Merkmale des Gebisses, das in seinem Mahlzahnabschnitt sich entweder unmittelbar oder nur mit einem kleinen Diastema an das Vordergebiß anschließt, spricht klar für eine herbivore Nahrungsweise, doch mögen gelegentlich auch animalische Stoffe von den Tieren nicht verschmäht worden sein, wie dies z. B. auch für die Schweine gilt.

Die Merkmale des Skelettes und Gebisses beweisen die enge Verwandtschaft der + Oreodontiden mit den übrigen Selenodontiern, während die Untersuchung der Gehirnhöhle gezeigt hat, daß die + Oreodontidae in dieser Hinsicht Merkmale der Suiden und Selenodontier vereinigt aufweisen.

Wir wissen wenig über den Ursprung dieser Gruppe. Wahrscheinlich ist sie im Eocän aus OstAsien eingewandert; die meisten Angehörigen der + Oreodontidae scheinen Bewohner des offenen Geländes gewesen zu sein, aber für einige, wie für + *Agriochoerus* (Fig. 402, 403), hat W. D. Matthew wahrscheinlich gemacht, daß sie ähnlich wie gewisse Großkatzen auf Bäumen kletterten. Andere Gattungen scheinen Tiere gewesen zu sein, die in sehr vegetationsarmen Gebieten, also in wüstenartigen Gegenden lebten, da

die außerordentliche Größe der Bulla, wie sie z. B. +*Leptauchenia* Leidy (Fig. 401) oder +*Cyclopidius* aufweisen, für eine solche Lebensweise spricht.

Von Wichtigkeit erscheint die Tatsache, daß bei allen +Oreodontidae das Gebiß vollzählig ist (44 Zähne) und daß der untere erste Prämolar die Rolle eines Eckzahnes übernommen hat, der hinter dem oberen Canin eingreift, während der untere Canin in den Schneidezahnabschnitt einbezogen erscheint (Fig. 405). Der Hinterfuß (Fig. 403) ist vierzehig, die Hand (Fig. 402) ursprünglich fünffingerig; später geht der Daumen verloren. Fr. B. Loomis hat 1920 folgenden Bestimmungsschlüssel für die wichtigsten Gattungen gegeben.

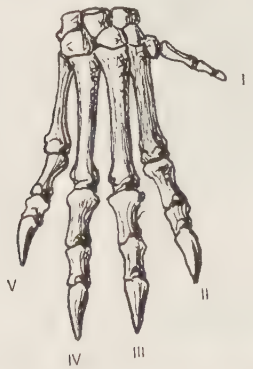


Fig. 402. Agriochoerus latifrons Leidy. — Mitteloligocän (Oreodon Beds = Lower Brule Clay) der Central Great Plains, Nord-Amerika. — Rechte Hand. Zu beachten sind die krallenartigen Endphalangen. Nach J. L. Wortman.

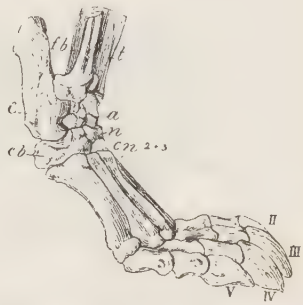


Fig. 403. Rechter Hinterfuß von Agriochoerus major aus dem oberen Oligocän Nord-Amerikas, von der Außenseite gesehen. Nach J. L. Wortman. *II*, *III*, *IV*, *V* Reihenfolge der Zehen; *fb* Fibula; *t* Tibia; *c* Calcaneus; *a* Astragalus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *cn 2+3* Cuneiforme *II* u. *III*, verschmolzen.

A. Zehen mit Klauen; Außencreszents der Molaren scharf konkav, Zähne brachyodont, Orbita hinten offen.

Unterfam.: +**Agriochoerinae.**

I. Oberer P 4 nicht molarisiert, Protoconulus vorhanden.
+Protagriochoerus.

II. Oberer P 4 molariform, Protoconulus fehlt.
+Agriochoerus (Fig. 402, 403).

B. Zehen mit Hufen, Außencreszents der Molaren schwach konkav, Prämolar 4 niemals molarisiert.

Unterfam.: +**Merycoidodontinae** (= +Oreodontinae).

I. Orbita hinten offen.
a) Oben und unten 3 Incisiven. +Protoreodon.
b) Unten 3 Incisiven, oben keine. +Hyomeryx.

II. Orbita hinten geschlossen.
1. Gliedmaßen von mäßiger Länge.
a) Daumen als Rudiment vorhanden, Bulla klein.
+Merycoidodon (= +Oreodon) (Fig. 408).
b) Daumen unbekannt; Bulla groß. +Eucrotaphus.

c) Daumen verloren, Bulla groß, Zähne brachyodont.
+Eporeodon.
d) Zähne mäßig hypsodont. +Mesoreodon.
e) Zähne stark hypsodont, Antorbitalfenster vorhanden.
+Ticholeptus (Fig. 404)

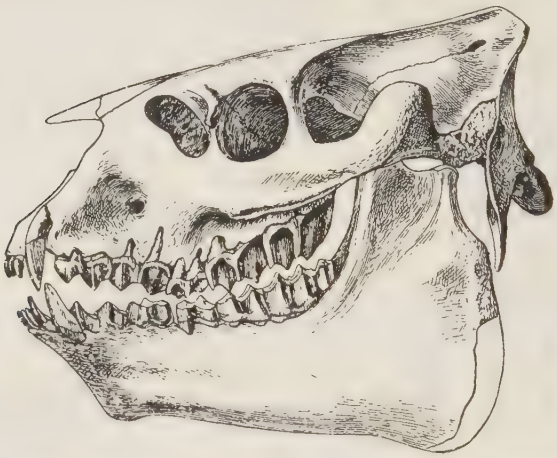


Fig. 404. Ticholeptus breviceps aus dem Mittelmiocän Nord-Amerikas. $^3/_8$ nat. Gr. Nach C. Douglass.

Fig. 405. Promerycochoerus Marshi Thorpe, Schädel von der Seite gesehen, in $^1/_4$ nat. Gr. — Oberoligocän (Upper John Day), Oregon, Nord-Amerika. *C* Eckzahn; P_1 erster Prämolar, der Antagonist des oberen *C*. In Orbita und Temporalgrube Gesteinsreste. Nach M. R. Thorpe.

f) Zähne stark hypsodont, kein Antorbitalfenster, aber weite Grube an Stelle desselben. +Metoreodon.
2. Gliedmaßen kurz und stämmig.
a) Schädel langgestreckt, plump, Zähne brachyodont.
+Promerycochoerus (Fig. 405).

b) Schädel kurz, Nasalia verkürzt, Zähne hypsodont.
+Merycochoerus.

c) Schädel kurz, Nasalia sehr stark verkürzt, Zähne hypsodont.
+Pronomotherium (Fig. 407).

3. Gliedmaßen lang, schlank, kleines Antorbitalfenster.
+Merychyus.

4. Gliedmaßen von mäßiger Länge, Frontalfenster und Antorbitalfenster vorhanden.
a) Frontalfenster klein. +Phenacocoelus.
b) Frontalfenster und Antorbitalfenster zusammenfließend.
+Leptauchenia (Fig. 401).
c) Wie b, aber Incisiven $\frac{0}{2}$. +Pithecistes.
d) Wie b, aber Incisiven $\frac{0}{1}$. +Cyclopidius.

Die geologische Verteilung der Gattungen der +Oreodontidae und ihre Anordnung in divergenten Stammesreihen ist nach Fr. B. Loomis folgende:

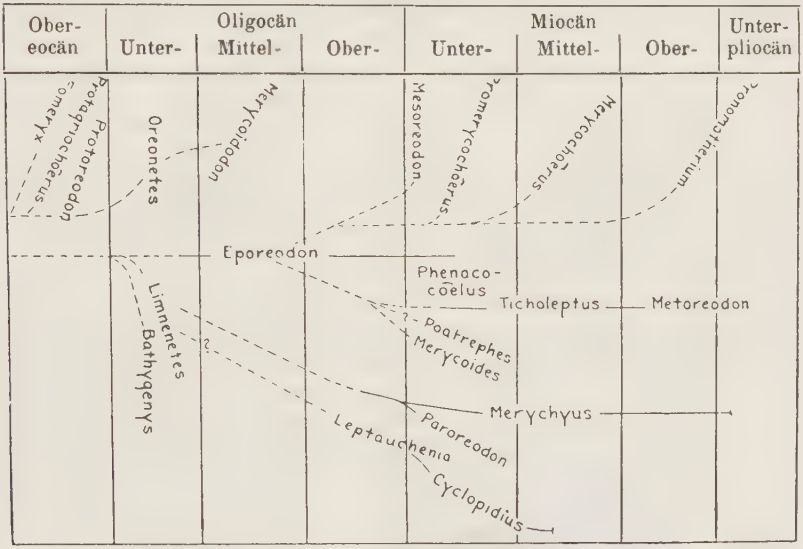


Fig. 406. Stammesgeschichte und geologische Verbreitung einiger der wichtigeren Gattungen der Oreodontidae. In dieser Tabelle wäre noch z. B. Agriochoerus (nach R. M. Thorpe = Eucrotaphus) einzufügen, der vom Unteroligocän bis zum Oberoligocän verbreitet war. Nach Fr. B. Loomis.

Die in den letzten Jahren durchgeführten zahlreichen Untersuchungen von Loomis und Thorpe haben uns über die wichtigsten Merkmale des Schädels und Gebisses der verschiedenen Gattungen und Arten der +Oreodontiden ausreichende Aufschlüsse gebracht. Trotz einer nicht zu verkennenden Einheitlichkeit ist doch die Spezialisation der einzelnen Zweige des Stammes verschiedene Wege gegangen, und es scheint sogar, daß neben den rein terrestrischen Formen mit Anpassungen an ein Leben in vegetationsarmem, ja sogar wahrscheinlich wüstenartigem Gelände auch Gattungen lebten, die eine aquatische Lebensweise geführt haben dürften, wie dies M. R. Thorpe (1925) für +Leptauchenia und auch für +*Merycochoerus* Leidy

angenommen hat. Die Bedeutung des antorbitalen Fensters (Fig. 404) bzw. Grube (z. B. an dem von E. H. Barbour und H. J. Cook beschriebenen Schädel von +Metoreodon profectus) ist noch nicht aufgeklärt. Auffallend ist das Zurückweichen der Nasalia und die damit in Zusammenhang stehende Verschiebung der Nasenöffnung gegen das Schädeldach, eine Erscheinung, die im vorliegenden Falle vielleicht durch die Annahme eines Rüssels am besten erklärt wird, wie dies von R. S. Lull und W. B. Scott für *Pronomotherium* (Fig. 407) geschehen ist. Auch +Merycochoerus hat wahrscheinlich einen kurzen Rüssel besessen [W. B. Scott 1913, Thorpe 1925].

Fig. 407. Pronomotherium altiramum Douglass, Schädel von rechts gesehen. — Obermiocän von Montana, Nord-Amerika. Zu beachten ist die Lage des weit nach hinten gerückten Nasenloches. Nach Douglass, modifiziert von R. M. Thorpe, umgezeichnet von O. Abel. $^1/_6$ der nat. Gr.

Wenn wir die Geschichte der eigentümlichen Familie überblicken, so müssen wir feststellen, daß die verschiedenen, in den Schädelspezialisationen stark divergierenden Gattungen im Baue des übrigen Skeletes, namentlich im Baue der Gliedmaßen, merkwürdig konservativ geblieben sind und zahlreiche primitive Merkmale überliefert zeigen. Die Reduktion der Zehen und Finger betraf nur den Daumen in der Hand, während der Hinterfuß bis zu den jüngsten Vertretern des Stammes auf der schon im Obereocän erreichten vierzehigen Stufe stehen blieb. Die weitestgehenden Differenzen zeigt dagegen der Schädel in der Orbitalgegend, in der Antorbitalregion und Nasalregion sowie in den allgemeinen Proportionen; das Gebiß bleibt dagegen wieder auffallend konservativ.

Fig. 408. Merycoidodon (= Oreodon) Culbertsoni Leidy. — Mitteloligocän (Oreodon Beds = Lower Brule Clay) der Central Great Plains, Nord-Amerika. Schädellänge etwa 20 cm. Nach W. B. Scott.

In einzelnen Schichten, wie in den „Oreodon-Beds" (Mitteloligocän der Central Great Plains) liegen die Reste von +Merycoidodon (= Oreodon) Culbertsoni Leidy zu vielen Hunderttausenden begraben und die Abhänge der vegetationslosen Abhänge der Big Bad Lands sind stellenweise von den auswitternden Knochen weiß überstreut. Die Tiere haben daher wahrscheinlich in großen Herden gelebt. Ebenso häufig war der miocäne +Merycochoerus.

6. Familie: +Xiphodontidae.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Eine Anzahl von eocänen, in mancher Hinsicht sehr primitiven Artiodaktylengattungen (+Mixtotherium, +Catodontherium, +Dacrytherium, +Leptotheridium, +Hyracodontherium, +Anoplotherium und +Diplobune) sind nach Stehlin dadurch gekennzeichnet, daß ihre Maxillarmolaren bei deutlich halbmondförmiger Entwicklung der beiden Außenhügel und des hinteren Innenhügels ein primitives, aus zwei aneinander geschmiegten konischen Elementen bestehendes Vorjoch besitzen. An diese Typen schließen sich mehrere Gattungen an, die von Schlosser in der Familie der +Xiphodontidae zusammengefaßt werden, während sie Stehlin nicht in einer solchen Einheit vereinigt sehen will.

Die auf das Obereocän und Unteroligocän Europas beschränkte Familie der +Xiphodontidae umfaßt ausschließlich Formen, die durch ihre hochgestellten, schlank gebauten Gliedmaßen und die allgemeinen Körperproportionen am ehesten an Hirsche erinnern, ohne jedoch mit diesen irgendwelche engere verwandtschaftliche Beziehungen zu besitzen.

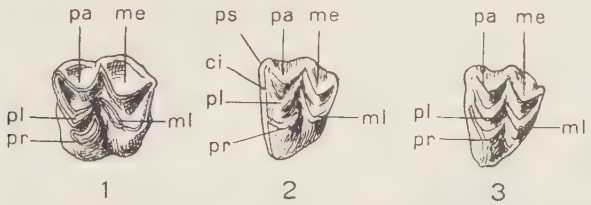


Fig. 409. Der obere linke zweite Molar dreier Xiphodontidae: 1: Xiphodon gracilis Cuvier, aus den Phosphoriten des Quercy, Frankreich. — 2: Pseudamphimeryx Renevieri Pictet, ebendaher. — 3: Amphimeryx murinus Cuvier, ebendaher. Fig. 1 in $^3/_2$, auch die beiden anderen Figuren vergrößert. *ci* Cingulum; *pa* Paracon (vorderer Außenhügel); *me* Metacon (hinterer Außenhügel); *pl* Protoconulus (vorderer Zwischenhügel); *pr* Protocon (vorderer Innenhügel); *ml* Metaconulus (hinterer Zwischenhügel). Zu beachten ist die subquadratische Form des M_2 von Xiphodon im Gegensatze zu der Dreieckform bei den beiden anderen Gattungen. Nach H. G. Stehlin, umgezeichnet.

Die geschlossene Zahnreihe umfaßt das vollzählige Plazentaliergebiß mit $\frac{3.1.4.3.}{3.1.4.3.}$, wobei besonders zu bemerken ist, daß der untere C in den Schneidezahnabschnitt einbezogen ist und innerhalb desselben ebenso wie bei den Ruminantiern fungiert. Die Funktion des unteren Eckzahnes ist vom $P_{\bar{1}}$ übernommen worden, der einen allmählichen Übergang zwischen dem Vordergebiß und dem Mahlgebiß vermittelt. Die Prämolaren fallen durch ihre gestreckte Gestalt auf und der letzte ($P_{\bar{4}}$) ist im Unterkiefer, zuweilen auch im Oberkiefer, sehr kompliziert gebaut. Die Backenzähne entsprechen dem selenodonten Typus; sie bestehen im oberen Molarenabschnitt aus vier bis fünf Halbmonden, wobei der Zwischenhügel der Vorderhälfte des Molaren angehört. Nach den sorgfältigen Untersuchungen Stehlins ist der hintere Innenhügel der oberen Molaren, z. B. von +Dichodon, dem Metaconulus homolog, so daß hier der sogenannte Euartiodaktylentypus ausgeprägt erscheint, der sich von dem Typus des Molarenbaues der +Hypoconifera (s. dort) und +Caenotherioidea (s. dort) bestimmt unterscheidet. Die unteren Molaren umfassen zwei äußere Halbmonde

und zwei Innenhöcker. Bemerkenswert ist die Reduktion der seitlichen Metapodien zu kurzen, proximalen Stummeln; die beiden mittleren Metapodien bleiben getrennt.

Die zuerst bekannt gewordene Gattung +*Xiphodon* Cuv. ist in den obereocänen Gipsen des Montmartre in Paris entdeckt und von Cuvier (1822) beschrieben und gut abgebildet worden. Seit dieser Zeit hat man wenig neues über diese Gattung berichtet, und +Xiphodon gracilis Cuvier ist heute noch der am besten bekannte Artiodaktyle des europäischen Eocäns. Aus den Bohnerzen der Schweiz hat zuerst Kowalevsky (1873) eine zweite Art (+Xiphodon castrensis Kow.) beschrieben. Außerdem sind Reste von +Xiphodon aus dem Obereocän Englands (Insel Wight) und aus dem Elsaß bekannt geworden. Auch in den deutschen Bohnerzen (Schwäbische Alb) hat man Reste von +Xiphodon gracilis gefunden, das in Europa vom oberen Ludien bis zum unteren Sannoisien lebte (Obereocän bis Unteroligocän). Dem Bartonien gehört +Xiphodon castrensis an.

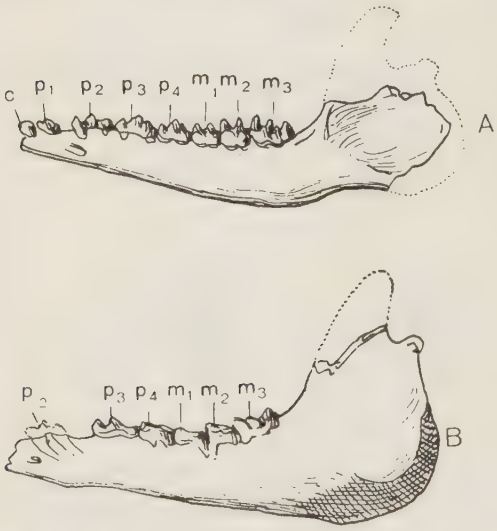


Fig. 410. A Linker Unterkiefer, von der Außenseite gesehen, A von Pseudamphimeryx Renevieri Pictet, aus dem obereozänen Phosphorit von Lanargol, Frankreich; B von Amphimeryx murinus Cuvier, aus dem obereocänen Phosphorit von Mouillac, Frankreich (seniles Individuum). Nach H. G. Stehlin.

An +Xiphodon schließen sich die beiden Gattungen +*Pseudamphimeryx* Stehl. und +*Amphimeryx* Pom. aus den Bohnerzen der Schweiz, aus den Gipsen von Paris, den Phosphoriten des Quercy in Frankreich usw. an. Nach den Untersuchungen von H. G. Stehlin läßt sich für die beiden Gattungen folgende Differentialdiagnose feststellen:

+*Pseudamphimeryx:* Vorderer Innenhügel der oberen Molaren wie bei +Xiphodon als unvollkommener Halbmond ausgebildet, mit fehlendem Vorderteil; das vordere Cingulum vom Innenhügel scharf abgesetzt. — Unterrand des Unterkiefers konvex, unterhalb des Endes der Zahnreihe ausgebuchtet, so daß die Angularportion vom Ramus horizontalis deutlich abgesetzt ist. — $P_{\bar{3}}$ unmittelbar an $P_{\bar{2}}$ anschließend, kein Diastem.

+*Amphimeryx:* Vorderer Innenhügel der oberen Molaren mit dem vorderen Cingulum zu einem vollen Halbmond vereinigt. — Unterrand des Unterkiefers geradlinig verlaufend, in der Gegend hinter der Zahnreihe scharfkantig werdend und nach innen zu eingebogen. — $P_{\bar{3}}$ durch ein beträchtliches Diastema vom $P_{\bar{2}}$ getrennt.

Zu einer der beiden (vielleicht zu beiden) Gattungen gehören sehr zarte, fadendünne seitliche Metapodien. Cuboid und Naviculare sind verschmolzen. Unterschiedene Arten: +Pseudamphimeryx Renevieri Pictet et Humbert, +P. valdensis Stehlin, +P. Schlosseri Rütimeyer; +Amphimeryx collotarsus Pomel; +A. murinus Cuvier und +A. riparius Aymard. Die letztgenannte Art gehört dem oberen Sannoisien an und stellt somit den jüngsten Angehörigen dieser Stammesreihe dar, die mit +Pseudamphimeryx im Mitteleocän (oberes Lutetien) beginnt (mit +P. Schlosseri aus den süddeutschen Bohnerzen).

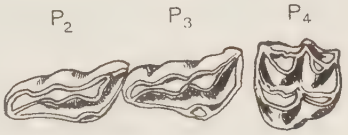


Fig. 411. Die drei letzten oberen Prämolaren von Dichodon aus den obereocänen Phosphoriten Frankreichs. Stark vergrößert. Nach H. G. Stehlin.

+*Dichodon* Owen aus dem Obereocän Englands, Frankreichs, Deutschlands und der Schweiz „unterscheidet sich von den im obigen besprochenen Artiodaktylengenera vor allem durch eine wichtige Abweichung im Grundplan seiner Maxillarmolaren. Der vordere Zwischenhügel fehlt völlig, der vordere Innenhügel sendet einen langen vorderen Halbmondarm nach dem Parastyl und entwickelt auf seiner Hinterseite einen etwas kürzeren hinteren Halbmondarm; er ist mit anderen Worten zu einem regelrechten Halbmond ausgestaltet, der vom hinteren Innenhalbmond bloß durch etwas geringere Symmetrie abweicht. Da gleichzeitig die Außenfacetten der Außenhügel stark konkav sind, trägt die Krone vier halbmondförmig entwickelte Hügel. Es ist das erste Mal in der geologischen Schichtfolge, daß uns dieser später auch von anderen Stammlinien (+Oreodontiden, +Merycopotamiden, Ruminantier) erlangte Grundplan der Maxillarmolaren entgegentritt“ (H. G. Stehlin, 1910).

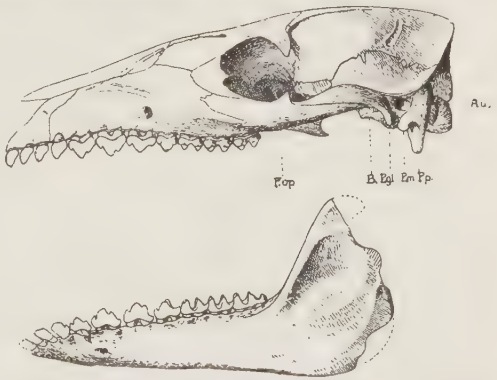


Fig. 412. Schädel und Unterkiefer von Tapirulus hyracinus Gervais, aus dem obereocänen Phosphorit von Lamandine, Frankreich *F.op* Foramen opticum; *B* Bulla ossea; *P.gl* Processus postglenoidalis; *P.m* Processus mastoideus; *P.p* Processus paramastoideus *Au* Ohröffnung. Nach H. G. Stehlin.

Im Gebisse fällt die Spezialisation des oberen P^4 auf, der vollkommen molarisiert erscheint (Fig. 411). Der Gegensatz zu den vorhergehenden sehr langgestreckten Prämolaren ist sehr stark. +Dichodon cuspidatus Owen und +D. cervinus Owen im Obereocän Englands, der letztere auch in Frankreich; in den deutschen Bohnerzen +D. frohnstettensis Fraas; in den Schweizer Bohnerzen +D. subtile Stehlin, +D. Cartieri Rütimeyer, +D. Rütimeyeri Stehlin, +D. simplex Kowalevsky.

In die Nähe von +Dichodon ist die von Schlosser aufgestellte Gattung +*Haplomeryx* Schloss. zu stellen (+H. Zitteli Schlosser aus den Phos-

phoriten des Quercy in Frankreich, ferner +H. egerkingensis Stehlin, +H. Picteti Stehlin aus den Bohnerzen der Schweiz).

Den Beschluß der Gattungen, die in diese merkwürdige und schon im Oligocän erloschene Gruppe gehören, macht +*Tapirulus* Gervais. +Tapirulus hyracinus Gervais aus dem Obereocän Frankreichs ist durch einen vorzüglich erhaltenen Schädel bekannt (Fig. 412). Die systematische Stellung dieser Gattung ist keineswegs sicher. Gervais hatte +Tapirulus in die Nähe von +Anoplotherium gestellt, was ursprünglich auch von Earle und Schlosser vertreten wurde; Zittel stellte +Tapirulus zu den Suiden, was auch Schlosser, trotz der von ihm durchgeführten Einreihung von +Tapirulus in den Rahmen der +Xiphodontidae, für nicht ganz ausgeschlossen hält. Vielleicht sind es jedoch nur konvergente Anpassungserscheinungen, die eine Verwandtschaft mit Suiden vortäuschen. Die Gattung erscheint zuerst im unteren Lutetien (Mitteleocän) mit +T. Majori Stehlin, geht als +T. Depereti Stehlin durch das obere Lutetien in das Bartonien (Obereocän), aus dem +T. Schlosseri Stehlin beschrieben ist und endet mit +T. hyracinus Gerv. im unteren Sannoisien.

IV. Unterordnung: +Hypoconifera.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die Erkenntnis der selbständigen Stellung dieser unter dem Namen +Hypoconifera zusammengefaßten Gruppe der Artiodaktylen ist eine Folge der sorgfältigen Untersuchungen von H. G. Stehlin über die Phylogenie der Artiodaktylenmolaren (s. oben S. 530, Fig. 357). Seitdem wir wissen, daß die quadranguläre Gestalt der oberen Paarhufermolaren und ihre Zusammensetzung auf drei gänzlich unabhängigen Wegen von einer gemeinsamen Ahnenform mit einem trigonodonten Molarenbau aus erfolgt ist und daß der als hinterer Innenhöcker funktionierende Hügel der Krone in einem Falle (+Hypoconifera) wie sonst bei den meisten Säugetieren aus dem Basalband hervorgegangen und dem Hypocon homolog ist, in einem zweiten Falle (bei den +Caenotherioidea) jedoch nur einer Verschiebung des Protocons seine Entstehung verdankt und endlich, im dritten Falle, bei der überwiegenden Mehrzahl der Paarhufer, das ist bei den Euartiodactyla, aus einer Verschiebung des Metaconulus an den Platz des hinteren Innenhöckers zu seiner Stellung gelangt ist, wissen wir, daß hier drei verschiedene Spezialisationswege der Artiodaktylenmolaren vorliegen, die uns zwingen, diese Spaltung auch im System zum Ausdrucke zu bringen.

Diese Erkenntnis der drei verschiedenen Hauptwege innerhalb der Artiodactyla zwingt uns aber weiter, die zum Teil weitgehenden Ähnlichkeiten, die zwischen den +Elotheriiden und den Suiden bestehen, nur als konvergente Anpassungserscheinungen, nicht aber als Beweis einer engeren Verwandtschaft zu bewerten. Einzelne +Entelodontidae (+Dinohyus Hollandi Peterson) haben die Größe eines Flußpferdes erreicht und auch wahrscheinlich eine ähnliche Lebensweise geführt.

Der zweite Stamm der +Hypoconifera hat dagegen eine ganz andere Anpassungsrichtung als die +Elotheriidae eingeschlagen. Von besonderer Wichtigkeit erscheint das Vorhandensein einer nicht knöchernen, sondern nur häutigen Bulla (nach W. D. Matthew und H. G. Stehlin, 1910). Da dieselbe Erscheinung nach Lydekker auch bei einem +Anthracotheriiden beobachtet worden ist, so ist es wahrscheinlich, daß hier ein Zustand vor-

liegt, der ursprünglich allen Artiodaktylen gemeinsam gewesen, aber bei den +Dichobunidae besonders zähe festgehalten worden ist. Freilich läßt sich nicht a priori die Vermutung abweisen, daß ebenso, wie der Hypoconus unabhängig bei +Condylarthren (+Protungulaten), Primaten und Insectenfressern erworben worden ist, er auch innerhalb des Stammes der Artiodactyla zweimal unabhängig erworben wurde, und für diese Vermutung würde die Tatsache sprechen, daß wir bis heute noch nichts Genaueres über die Wurzel der +Elotheriiden auszusagen vermögen; einstweilen folgen wir jedoch Stehlin, der die beiden Gruppen der +Dichobunidae und der +Elotheriidae in die systematische Einheit +„Hypoconifera" zusammenfaßt und sie allen übrigen Paarhufern gegenüberstellt.

1. Familie: +**Dichobunidae.** — Diese Familie umfaßt kleine Artiodaktylen mit vollständigem Gebiß ($\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$). In den oberen Molaren ist der Protocon ursprünglich in der Mitte der Innenseite gelegen, entspricht also in seiner Stellung und Lage dem ursprünglichen trigonodonten Molarentypus der Vorfahren der Ungulaten, doch rückt er später im Laufe der Stammesgeschichte dieser Familie weiter nach vorne und aus dem Basalband entwickelt sich an der hinteren Innenecke ein Höcker (Hypoconus), der an Größe im Laufe der Stammesgeschichte zunimmt und dadurch den oberen Molaren einen subquadratischen Umriß verleiht. Bei +Dichobune nobilis Stehlin aus den mitteleocänen Bohnerzen von Egerkingen (Schweiz) ist die ursprüngliche Trigonform der oberen Molaren (Fig. 413) rein erhalten; Protoconulus, Protocon und Metaconulus schließen zu einem V zusammen, dessen Spitze nach der Innenseite des Zahnes weist, und die subquadratische Form kommt dadurch zustande, daß das Basalband (Cingulum), das sehr kräftig ausgebildet ist, sich an der hinteren Innenecke des Molaren zu einem Höcker, dem Hypocon, erhebt. Die Vorstufe von +*Dichobune* Cuv. wird von der im Untereocän (Wasatch Beds) Nord-Amerikas gefundenen Gattung +*Trigonolestes* Cope (= +Bunophorus Sinclair) gebildet, bei der der Hypocon noch nicht ausgebildet ist. Stehlin erblickt in dieser Gattung einen Vertreter der Stammgruppe der +Dichobuniden, während M. Schlosser sie zwar auch in den Rahmen der +Dichobuniden aufnimmt, aber vermutet, daß sie den primitiven Suiden nahe steht, was nicht wahrscheinlich ist.

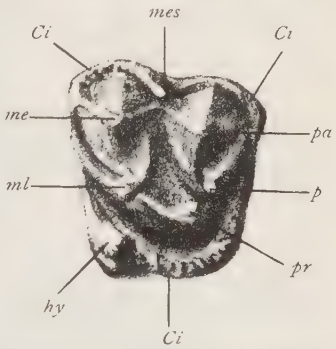


Fig. 413. Dichobune nobilis Stehlin. Oberer zweiter Molar des rechten Oberkiefers aus den Bohnerzen von Egerkingen, Schweiz. Stark vergrößert. *Ci* Cingulum (aus dem der Hypocon hervorging); *mes* Mesostyl (gleichfalls aus dem Cingulum entstanden); *pa* Paracon; *me* Metacon; *pl* Protoconulus; *ml* Metaconulus; *hy* Hypocon; *pr* Protocon. Nach H. G. Stehlin, umgezeichnet von O. Abel.

Die unteren Molaren von +Dichobune erinnern oberflächlich an die primitiven Suiden, unterscheiden sich aber von diesen durch die beträchtlichere Höhe und Zuspitzung der Höcker und das Fehlen der knötchenartigen Verdickungen an den Halbmondarmen [Stehlin]. Die Vorderhälfte (Trigonid) ist meist bedeutend höher als die Hinterhälfte (Talonid). Von den Incisiven führt, ebenso wie im Zwischenkiefer und Oberkiefer, ein

allmählicher Übergang zu den Backenzähnen, was Stehlin wohl mit Recht als ein primitives Merkmal betrachtet. Die von Stehlin durchgeführte Rekonstruktion des Schädels von +Dichobune leporina Cuvier aus den Phosphoriten des Quercy zeigt ein Bild, das ebensowohl an das primitiver Suiden wie an jenes der +Caenotheriiden erinnert. Auch die allgemeine Schädelform von Tragulus kann zum Vergleiche herangezogen werden, ohne daß jedoch aus diesen Ähnlichkeiten irgendwelche stammesgeschichtliche Beziehungen abzuleiten wären.

+Dichobune leporina Cuvier gehört zu den wenigen eocänen Paarhufern, deren Gliedmaßenbau genauer bekannt ist. Die Humerusrolle deutet auf eine beträchtliche Bewegungsfähigkeit des Unterarms; Fibula, Ulna, Naviculare tarsi sind noch frei, die Metapodien nur auf der Hinterseite der distalen Gelenkköpfe gekielt und mäßig lang. Die Seitenfinger und Seitenzehen (II. und V.) sind noch wohl entwickelt, aber bereits verkürzt, schmächtiger als die beiden Mittelzehen und, wie schon Cuvier richtig erkannte, nicht mehr funktionell.

Die am besten bekannte Gattung +*Dichobune* Cuv. ist in Europa durch mehrere Arten vertreten. +Dichobune leporina Cuvier ist aus dem Pariser Gips, dem Lignit von La Débruge und aus den Phosphoriten des Quercy in Frankreich bekannt geworden. Sie entspricht daher ihrem Alter nach dem Obereocän.

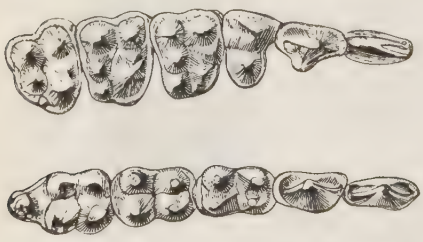


Fig. 414. Obere und untere Backenzahnreihe von Homacodon vagans Marsh aus dem Mitteleocän von Wyoming. Verg. $^2/_1$. Nach O. C. Marsh.

Die ersten Spuren dieser Familie finden sich jedoch schon im Untereocän von Epernay (Frankreich) in +*Protodichobune* Stehlin. +Dichobune lebte vom Mitteleocän bis zum unteren Oligocän in Europa; neben ihr lebten mehrere andere Gattungen wie +*Mouillacitherium* Filhol, +*Meniscodon* Rütimeyer, +*Metriotherium* Filhol, die hauptsächlich in den Phosphoriten des Quercy in Frankreich gefunden worden sind, die den geologischen Zeitraum vom Obereocän (Bartonien) bis zum Mitteloligocän (Stampien) umfassen.

Die +Dichobunidae sind jedoch auch aus Nord-Amerika bekannt, wo sie zuerst im Untereocän (Wasatch Beds) auftreten, aus dem die Gattungen +*Wasatchia* Sinclair, +*Trigonolestes* Cope (= +Bunophorus Sinclair), +*Diacodexis* Cope mit mehreren Arten beschrieben worden sind; im Mitteleocän (Bridger Beds) ist die von Marsh beschriebene Gattung +*Homacodon* (+H. vagans Marsh) bekannt (Fig. 414), deren obere Caninen sehr kräftig entwickelt sind und sich dadurch von denen der europäischen Dichobunidae unterscheiden. In denselben Schichten tritt auch +*Sarcolemur* Cope auf. Die Zuweisung anderer Reste zu den +Dichobuniden ist einstweilen unsicher. Vielleicht ist die Besiedlung Europas und Nord-Amerikas mit +Dichobuniden von einem gemeinsamen Entstehungszentrum ausgegangen, als welches, wie in so vielen anderen Fällen, wahrscheinlich Nordost-Asien und die Mongolei in Betracht kommt.

2. Familie: +**Elotheriidae.** — Diese Familie hat zwar ihre Hauptentwicklung in Nord-Amerika erreicht, ist aber auch in Europa nachgewiesen,

von wo die von Aymard beschriebene Gattung +*Entelodon* aus dem Oligocän Frankreichs bekannt geworden ist. Die +Entelodontidae treten in Nord-Amerika zuerst im Mitteleocän (Bridger Beds) auf und verschwinden wieder im unteren Miocän (Lower Harrison Beds) von Nebraska.

Fig. 415. Schädel von Choerodon caninus Troxell, aus den mittleren John Day Beds von Oregon, Nord-Amerika (Oberoligocän), von der Unterseite gesehen. Ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. Nach E. L. Troxell.

Obwohl die +Elotheriidae auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit Schweinen zu besitzen scheinen, so sind doch diese Ähnlichkeiten nur sehr oberflächlicher Natur, da die Anpassungsrichtung der +Elotheriidae, wie dies namentlich aus den eingehenden Untersuchungen von W. Marinelli (1924) über die Funktion des Gebisses hervorgeht, von jener der Suiden durchaus verschieden verlaufen ist. Die Schneidezähne sind lang und zu-

gespitzt, die Caninen sehr kräftig und die Prämolaren sehr stark entwickelt, so daß die vierhöckerigen Molaren (mit Hypoconus) neben ihnen ganz zurücktreten. Der Zahnschmelz ist rauh und gerunzelt. Der Schädel ist sehr stark in die Länge gezogen, besonders die Schnauzenpartie vor den Augenhöhlen (Fig. 415), während der Gehirnteil so klein erscheint, daß er dem Schädel fast einen Reptiliencharakter verleiht [W. B. Scott]. Unterhalb der hinten durch eine Knochenwand geschlossenen Augenhöhle erstreckt sich vom Jochbogen aus ein langer, breiter, flacher Knochenfortsatz nach unten und nach der Seite; vom Unterkiefer entspringen zwei Protuberanzen nach unten, eine unterhalb des großen Canins und die zweite unterhalb des vierten Prämolaren, der in der Zahnreihe hinter dem Canin der stärkste Zahn des Unterkiefers ist. Der Hals ist kurz, der Körper in seinen Verhältnissen zu den Gliedmaßen schweineartig gebaut, der Schwanz kurz; die hohen Dornfortsätze der Rückenwirbel müssen dem Tiere im Leben ein hochgewölbtes Rückenprofil gegeben haben. Die Unterarmknochen sind fest miteinander verschmolzen, die Finger und Zehen, ursprünglich in Vierzahl, sind bei den jüngeren Gattungen auf zwei in Hand und Fuß reduziert, die zweiten und fünften Metapodien zu kleinen Knochen-

Fig. 416.

Fig. 417.

Fig. 416. Rechte Hand von Archaeotherium ingens Leidy aus den unteren White River Beds Nord-Amerikas. II und V: Die Rudimente der seitlichen Metapodien. Zu beachten ist die Kleinheit der Hufphalangen. Stark verkleinert. Nach W. B. Scott.

Fig. 417. Archaeotherium clavus Marsh. Schädel von links gesehen. Oreodon Beds (Mitteloligocän) der Bad Lands, Süddakota. $^1/_5$ nat. Gr. Nach E. L. Troxell.

knöpfchen verkümmert (Fig. 416). Die beiden funktionellen Metapodien bleiben getrennt. Da die Hufphalangen sehr klein sind, dürfte das Gewicht des Körpers auf weiche Sohlenballen verteilt gewesen sein.

Die eigenartigen Anpassungen des Gebisses sind von W. Marinelli untersucht worden. Er stellte fest, daß die Eckzähne bei primitiveren Gattungen und Arten im ganzen Habitus eher an die Fangzähne eines Raubtieres erinnern, aber z. B. bei + Archaeotherium Marshi Troxell oder bei + Megachoerus zygomaticus Troxell hauerartig ausgebildet sind, so daß der Schluß naheliegt, daß sie auch als Hauer verwendet wurden. Indessen gilt dies nur für die unteren, nicht auch für die oberen Eckzähne. In Angleichung der Funktion der Schneidezähne an die der Eckzähne kam es

zu einer löffelartigen Verbreiterung des Symphysenabschnittes des Unterkiefers. Wie eine Vergleichung der Entwicklungsreihe zeigt, die von + Archaeotherium clavus (Fig. 417) zu höher spezialisierten Formen wie + Archaeotherium

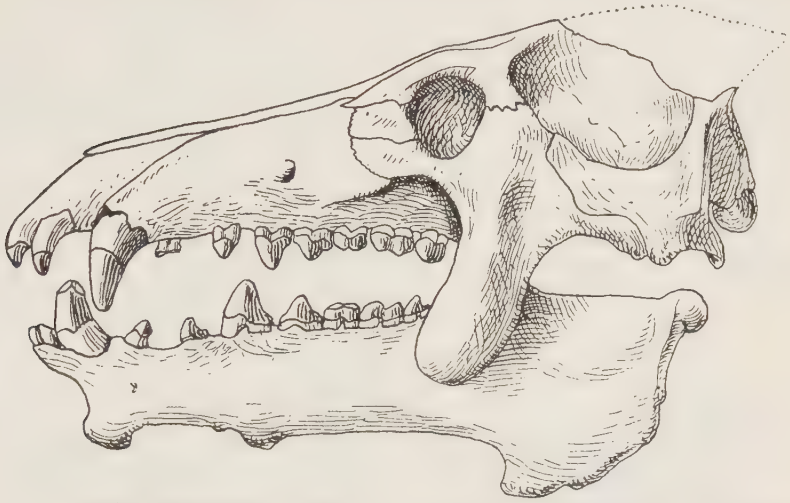


Fig. 418. Archaeotherium Marshi Troxell. Schädel von links gesehen. Unteroligocän der Big Bad Lands, Süddakota. $^1/_5$ nat. Gr. Nach E. L. Troxell.

Marshi führt (Fig. 418), haben die ursprünglich stärker entwickelten vorderen Prämolaren ihre funktionelle Bedeutung zugunsten des vorderen Hauerapparates verloren. Die starke Inanspruchnahme des Musculus pterygoideus führte zu der enormen Vergrößerung seiner Ansatzflächen im Angularabschnitt, der weit nach unten und außen vorspringt; Hand in Hand damit geht die Verschiebung der Fossa glenoidalis nach seitwärts. Diese Verschiebung ist auch die Ursache der eigenartigen Konstruktion des Jochbogens. Der vordere Ansatz desselben an der Schädelwand ist verdoppelt, indem das Jugale die Orbita mit zwei Fortsätzen umgreift; der vordere setzt sich mit dem Lacrymale und Supramaxillare in Verbindung, während der hintere und obere mit einem Fortsatze des Frontale eine kräftige postorbitale Spange bildet. Die Verbindung zwischen Jugale und Squamosum ist S-förmig gestaltet und dadurch leistungsfähiger geworden. Der

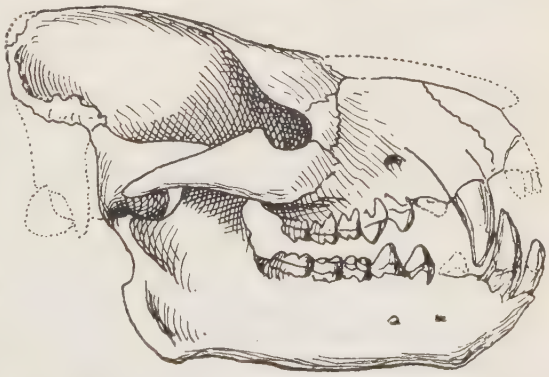


Fig. 419. Schädel von Achaenodon robustus Osborn aus den mitteleocänen Bridger Beds von Wyoming. — Stark verkleinert. Nach W. B. Scott.

nach unten ausladende flache Knochenfortsatz des Jugale scheint nur die Rolle eines Flankenschutzes besessen zu haben; die Augen der +Entelodontiden waren beim Wühlen im Boden wie auch etwa bei Paarungskämpfen gefährdeter als bei anderen Tieren. Gegen Bisse mit den oberen Eckzähnen waren jedoch, wie ein von Sinclair abgebildeter Schädel zeigt, diese Schutzmaßnahmen nicht wirksam, denn dieser trägt gerade vor der Orbita eine schwere Bißwunde. Die Nahrung der +Entelodontiden dürfte nach Marinelli vorwiegend aus Schilf und Rohrstengeln bestanden haben, die mit Hilfe der Eckzähne aus dem weichen Boden gewühlt und mit Lippen, Zähnen und Zunge nach hinten geschoben wurden, wo sie an dem starken unteren $P_{\bar{3}}$ und dem oberen $P^{\bar{3}}$ einen Widerhalt fanden und dann von den kräftigen Lippenmuskeln durch Vorziehen der Mundwinkel geknickt und gebrochen wurden. Ein solcher Protraktor hätte an dem Kinnfortsatz einen seiner Funktion entsprechenden Ansatzpunkt gehabt und dies ist wahrscheinlich die Erklärung für die so eigenartige Kinnbildung der +Ente-

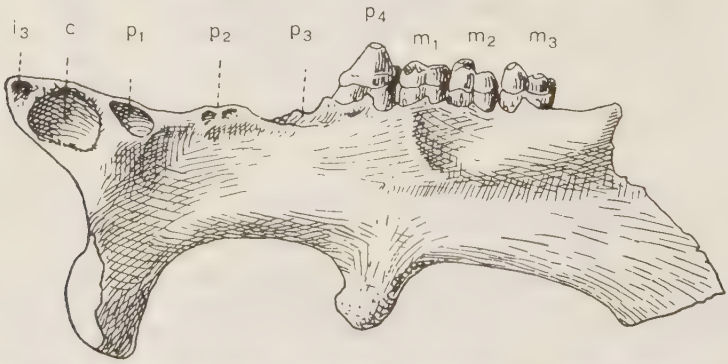


Fig. 420. Pelonax potens (Marsh) Peterson. Unterkiefer von außen gesehen. ? Oberoligocän von Colorado. 1/5 nat. Gr. Nach E. L. Troxell.

lodontiden. Auch die auffällige, nach rückwärts geneigte Achsenstellung des unteren $P_{\bar{3}}$ würde durch diese Annahme eine befriedigende Erklärung finden.

Die ersten Spuren der +Entelodontiden auf dem Boden Nord-Amerikas treten uns in der Gattung +*Parahyus* Marsh aus dem Untereocän (Wasatch Beds) entgegen. Bei der nächst jüngeren Gattung +*Achaenodon* Cope aus dem Mittel- und Obereocän (Fig. 419) waren die für die jüngeren +Entelodontiden so bezeichnenden Jochbogenfortsätze noch nicht ausgebildet, der Schädel in seinem Gesichtsabschnitt viel kürzer als bei den jüngeren Gattungen und die Spezialisation des Gebisses zwar schon in den Anfängen, aber noch nicht weit vorgeschritten. Die Orbita war hinten noch geöffnet. Der Schädel weist im ganzen einen bärenähnlichen Habitus auf.

Im Oligocän Nord-Amerikas erscheint die Gattung +*Archaeotherium* Leidy, die durch zahlreiche Arten vertreten ist (+A. clavus Marsh, +A. Darbyi Troxell, +A. crassum Marsh, +A. Marshi Troxell, +A. Scotti Sinclair, +A. ingens Leidy (Fig. 416—418), +A. Wanlessi Sinclair, +A. Mortoni Leidy). Ihr schließen sich +*Scaptohyus* Sinclair, +*Pelonax* Marsh (Fig. 420), +*Ammodon* Marsh, +*Megachoerus* Troxell (Fig. 421) und +*Choerodon* Troxell an. Den Beschluß der nordamerikanischen Entwicklungslinien der Entelodontiden macht +*Dinohyus* Peterson aus dem

Untermiocän von Nebraska, doch wurde diese riesige Form noch an Körpergröße von +Ammodon Leidyanus Marsh aus dem Miocän von New Jersey übertroffen, die die größte Art unter allen bisher bekannten darstellt und Nashorngröße erreicht hat.

Im europäischen Oligocän ist bisher nur +Entelodon magnus Aymard aus Frankreich bekannt geworden.

Die Expeditionen des American Museum of Natural History nach China haben bisher nur einen Zahn von unsicherer Bestimmung als Antwort auf die Frage nach der ursprünglichen Heimat der +Entelodontiden und der wahrscheinlich ihre Stammgruppe bildenden +Achaenodonten geliefert.

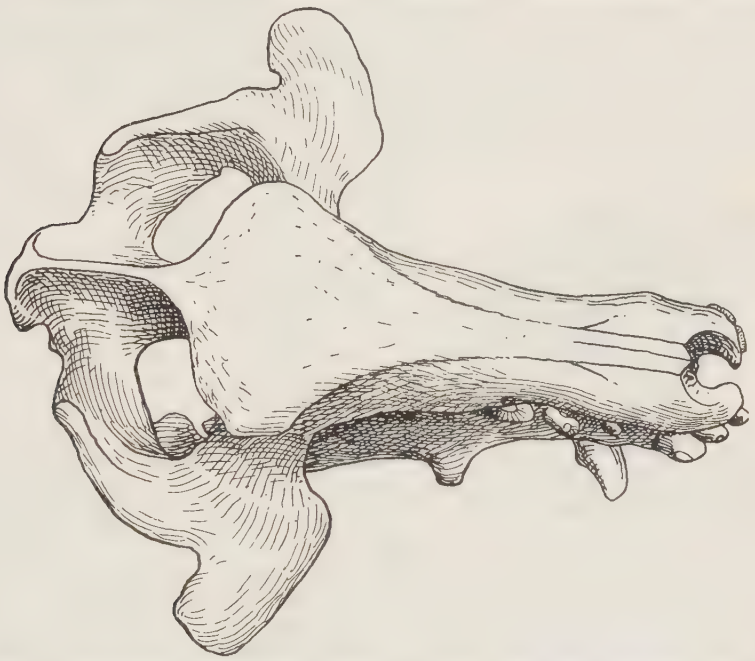


Fig. 421. Megachoerus zygomaticus Troxell. Schädel von oben gesehen. Aus dem ? Oberoligocän der Big Bad Lands von Süddakota. $^1/_5$ nat. Gr. Nach E. L. Troxell.

Matthew hat gelegentlich einer kurzen Beschreibung dieses Zahnes (1925) neuerlich erklärt, daß er +Achaenodon nicht mit den +Entelodontidae vereinigt wissen will und daß er diese Gattung wie auch +*Protelotherium* Osb. als Vertreter einer selbständigen Familie, +**Achaenodontidae,** betrachtet, eine Auffassung, die auch Peterson geäußert hat. Hierüber wie über die Stellung von +*Helohyus* Marsh aus den Bridger Beds von Wyoming ist das letzte Wort noch nicht gesprochen.

V. Unterordnung: +Caenotherioidea.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Zu den merkwürdigsten der verschiedenen fossilen Artiodaktylenstämme gehören die +Caenotherioidea, die bisher nur aus dem Tertiär

Europas bekannt geworden sind, wo sie in den ersten Spuren im oberen Ludien (Obereocän) erscheinen, aber rasch nachher zu einer immer ansteigenden Bedeutung gelangen, so daß sie an gewissen Fundorten des Oligocäns außerordentlich häufig anzutreffen sind, was auf eine reiche Entfaltung dieses Stammes zu dieser Zeit des Tertiärs hindeutet. Die letzten Vertreter der +Caenotherioidea sind aus dem unteren Miocän Europas bekannt.

Der Grund für eine Abtrennung der Gruppe von allen übrigen Artiodaktylenstämmen liegt in der auf sie beschränkt gebliebenen Ausbildung und Anordnung der oberen Molarenhöcker. Hat in dem Falle der Euartiodactyla, wie Stehlin die Hauptgruppe der Artiodactyla benannt hat, die Bildung eines viereckigen oberen Molaren in der Weise stattgefunden, daß der vordere Innenhügel vom Protocon, der hintere aber von dem stark nach innen verschobenen Metaconulus gebildet wird (Fig. 357), so kam eine in funktioneller Hinsicht gleichwertige Bildung in den oberen Molaren der +Hypoconifera (+Dichobunidae und +Elotheriidae) dadurch zustande, daß in dem letzteren Falle zwar auch der innere Vorderhöcker der oberen Molaren vom Protocon, der hintere Innenhöcker aber von dem aus dem Basalbande (Cingulum) hervorgegangenen Hypocon gebildet wurde. Beiden Reihen steht nun der dritte Stamm, der allein von den +Caenotherioidea repräsentiert wird, scharf geschieden gegenüber. Bei ihm kommt, wie +Caenotherium laticurvatum Geoff. aus dem obersten Oberoligocän (Phryganidenkalk von St. Gérand-le-Puy, Frankreich) zeigt, die quadranguläre Form der oberen Molaren dadurch zustande, daß der Protoconulus nach innen rückt und den vorderen Innenhöcker bildet, während der Platz des hinteren Innenhügels, in den beiden anderen Artiodaktylengruppen entweder vom Metaconulus oder vom Hypocon gebildet, hier durch den ganz nach hinten verschobenen Protocon eingenommen wird. Es liegen daher drei ganz getrennte Entwicklungswege vor, die uns zwingen, die Familie der +Caenotheriidae als eine durchaus selbständige Stammesreihe, die der +**Caenotherioidea**, von den beiden anderen Gruppen zu trennen.

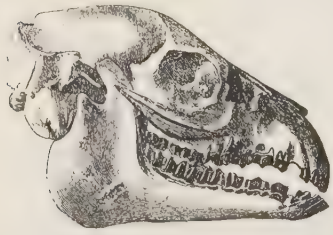


Fig. 422. Schädel von Caenotherium Filholi aus den Phosphoriten des Quercy. $^2/_3$ nat. Gr. Aus dem „Guide to the Fossil Mammals and Birds", Brit. Mus. Nat. Hist. London.

Am besten bekannt ist die Gattung +*Caenotherium* Brav., die durch mehrere Arten angefangen vom oberen Eocän der Phosphorite des Quercy in Frankreich bis zum unteren Miocän Deutschlands vertreten erscheint. Der Schädel (Fig. 422) fällt vor allem durch die enorm vergrößerten Bullae sowie durch eine an den Schädel der Hasen erinnernde Bildung einer Verknöcherungslücke der Präorbitalregion auf, die in beiden Fällen wahrscheinlich durch dieselben physiologischen Vorgänge bedingt erscheint; betrachten wir den Schädel von der Seite, so sehen wir zwischen dem Nasenbein, Tränenbein und dem Oberkieferknochen eine unregelmäßig umgrenzte Lücke, die anzeigt, daß dieser Teil der knöchernen Wangenportion des Schädels drucklos gewesen sein muß. Dies hängt mit der eigenartigen Ausbildung des Vordergebisses und dem steil abfallenden Zwischenkieferprofil zusammen,

das auf eine nagetierartige Funktion des Vordergebisses hindeutet. Damit steht wohl auch in Zusammenhang, daß der Unterkiefer von +Caenotherium auffallend massiv und plump gebaut ist. Die Augenhöhlen sind beinahe oder vollständig geschlossen, die Schnauze auffallend schmal und das Schädeldach trägt einen kurzen Sagittalkamm. Humerus länger als der Vorderarm, Radius und Ulna getrennt. Die beiden mittleren Metapodien verlängert, die beiden seitlichen (II. und V.) stark verkürzt, die beiden Seitenfinger daher nicht mehr funktionell. Die Hinterbeine länger als die Vorderbeine, Femur ein wenig kürzer als Tibia, Fibula verdünnt und distal mit der Tibia verschmolzen. Im Hinterfuß fällt die sehr ungleiche Länge der beiden seitlichen Metatarsalia auf: II. ist viel kürzer als V. Es scheint fraglich, ob die beiden Seitenzehen, besonders die längere fünfte, nicht noch als Träger der Körperlast beteiligt gewesen sind. +Caenotherium hat etwa die Größe eines Hasen besessen und der allgemeine Habitus ist vielleicht dem eines Zwergmoschustieres am ähnlichsten gewesen. Die wichtigsten Arten sind +Caenotherium elongatum Filhol und +C. Filholi Lydekker, dem sich die jüngeren Arten +C. laticurvatum Geoff., +C. commune Brav. usw. anschließen.

In den französischen Phosphoriten und in den Schweizer Bohnerzen ist eine mit +Caenotherium nahe verwandte Gattung, +Oxacron Filhol, in zwei Arten angetroffen worden (+O. valdense Stehlin, +O. Courtoisi Gervais). Der untere Eckzahn ist in die Gruppe der Schneidezähne einbezogen worden, und die Rolle des Eckzahns hat der erste Prämolar übernommen. Die dritte Gattung ist +*Plesiomeryx*, deren geologische Verbreitung vom oberen Eocän bis zum obersten Oligocän (vielleicht noch bis in das untere Miocän?) reicht.

Der Ursprung und die Heimat der +Caenotherioidea ist noch in völliges Dunkel gehüllt. Vielleicht sind sie als asiatische Einwanderer nach Europa gelangt, wo sie, worauf Stehlin hingewiesen hat, eine eigenartige biologische Rolle gespielt zu haben scheinen. Wir werden die Vermutung aussprechen dürfen, daß diese kleinen Huftiere vielleicht die Rolle gespielt haben, die später von den hasenartigen Nagern übernommen worden ist. Aus ihrer geographischen Verbreitung und der Natur ihrer Fundstellen scheinen sie Bewohner trockener, hochgelegener, zum Teil verkarsteter Kalkgebiete gewesen zu sein. Ihr Verschwinden im unteren Miocän ist vielleicht durch einen durchgreifenden klimatischen Wechsel und die dadurch bewirkte Änderung des Vegetationscharakters zu erklären, doch ist es einstweilen nicht möglich, diesbezüglich mehr als eine bloße Vermutung auszusprechen.

XVI. Ordnung: Mesaxonia.

Die wichtigsten Charaktere dieser Ordnung, soweit sie den fossilen und recenten Vertretern derselben, also dem Skelet und dem Gebiß zu entnehmen sind, wurden auf S. 424 dargelegt. Über weitere Merkmale unterrichtet die ausführliche Besprechung der recenten Perissodactyla auf S. 631, die ja die Hauptmasse der bekannten Mesaxonia liefern. Über diese gibt die nachfolgende tabellarische Anordnung eine Übersicht bis zu den Familien.

Systematische Übersicht über die Familien der Mesaxonia.

- XVI. Ordnung: **Mesaxonia**
  - 1. Unterordnung: **+Protungulata**
    - +Mioclaenidae
    - +Hyopsodontidae
    - +Phenacodontidae
    - +Meniscotheriidae
    - +Pleuraspidotheriidae
  - 2. Unterordnung: **Perissodactyla**
    - 1. Überfamilie: *Tapiroidea*
      - Tapiridae
      - +Lophiodontidae
    - 2. Überfamilie: *Rhinocerotoidea*
      - +Hyracodontidae
      - +Amynodontidae
      - Rhinocerotidae
      - +Elasmotheriidae
      - +Baluchitheriidae
    - 3. Überfamilie: *Hippoidea*
      - +Palaeohippidae
      - Equidae
    - 4. Überfamilie: *+Titanotherioidea*
      - +Palaeosyopidae
      - +Titanotheriidae
  - 3. Unterordnung: **+Ancylopoda**
    - +Chalicotheriidae
  - 4. Unterordnung: **+Amblypoda**
    - +Periptychidae
    - +Pantolambdidae
    - +Coryphodontidae
    - +Dinoceratidae
  - 5. Unterordnung: **+Litopterna**
    - +Bunolitopternidae
    - +Macraucheniidae
    - +Proterotheriidae

I. Unterordnung: +Protungulata.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Jene Säugetiergruppe, die wir, vielleicht nicht mehr mit voller Berechtigung, unter dem Begriffe der „Ungulata" zusammenfassen, geht zu einem großen Teile auf eine Stammgruppe zurück, die als die Wurzel der Perissodactyla, der +Ancylopoda, der +Amblypoda und der +Litopterna nachgewiesen erscheint. Dagegen wird es immer deutlicher, daß die Artiodactyla eine Gruppe von Säugetieren umfassen, deren Wurzel nicht mit jener der Unpaarhufer zusammenzufallen scheint, und da auch die +Notoungulata einen schon sehr frühzeitig selbständig gewordenen Stamm repräsentieren, der nicht auf die Protungulata zurückgeht, so schrumpft die Bedeutung der Protungulata als Stammgruppe ziemlich zusammen, zumal ja auch der unter sich enger zusammenhängende Stammblock der Proboscidier, Sirenia, Hyracoidea und +Embrithopoda nicht auf die „Protungulata" zurückgeführt werden kann.

Immerhin liegt die große phylogenetische Wichtigkeit der +Protungulata oder +Condylarthra darin, daß sie einerseits zeigen, wie die Anfänge der verschiedenen Stämme der Perissodactyla in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen und andererseits in überzeugender Weise erkennen lassen, daß diese Gruppe der Huftiere mit den Insectivoren und Carnivoren auf das engste verbunden ist.

Die Bedeutung der +Protungulata als ein Bindeglied zwischen den krallentragenden primitiven und den huftragenden spezialisierten Säugetieren bringt es mit sich, daß über die Zuweisung gewisser Gattungen zu der Gruppe der +Protungulata insoferne Meinungsverschiedenheiten bestehen, als der eine Forscher das Hauptgewicht auf primitive Merkmale

irgendeiner hierher gehörigen Gattung legt und diese daher aus den +Protungulata losgelöst und den Insectivoren eingereiht wissen will, während sie der andere den Protungulaten, aber mit Betonung der primitiven Merkmale, einreiht, wie es bei der Frage nach der systematischen Stellung der +Hyopsodontiden der Fall ist. Ebenso kann man eine Gruppe wie die +Bunolitopternidae den +Litopterna wie den Protungulata einreihen, die Gruppe der +Pantolambdidae und der +Periptychidae den +Amblypoda oder den Protungulata, und das gleiche muß sich ja überall dort im System vollziehen, wo sich die Lücken zwischen den verschiedenen systematischen Kategorien durch Fossilfunde schließen. So erfreulich es vom Standpunkte des Phylogenetikers aus ist, wenn sich solche Lücken der Stammesgeschichte schließen, so schwierig wird es dann, das System mit den Ergebnissen der phylogenetischen Forschung restlos in Einklang zu bringen.

Wenn wir es versuchen, die gemeinsamen Züge, die die +Protungulata untereinander verbinden, in den Vordergrund zu stellen, so ergibt sich daraus einerseits ihre Beziehung zu den Insectivoren, andererseits zu den aus den Protungulata hervorgegangenen Huftierstämmen. Wir fassen die Merkmale der Protungulata mit W. D. Matthew (1915) und M. Schlosser (1923) in folgender Form zusammen:

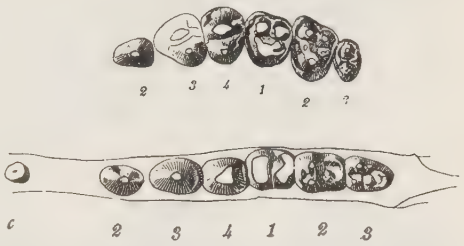


Fig. 423. Oben: obere Backenzähne; unten: untere Backenzähne von Mioclaenus turgidus aus den Torrejon-Beds. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn und Ch. Earle.

+Protungulata (=+Condylarthra). Herbivore oder omnivore Monodelphier mit vollständigem Gebiß, fünffingerigen und fünfzehigen Gliedmaßen, Astragalus mit verlängertem Hals und meist konvexer Gelenkfläche an der Unterseite, mit Foramen tali, das nur bei den höher spezialisierten, jüngeren +Phenacodontiden fehlt. Gehirn sehr klein. Humerus mit supratrochlearer Aushöhlung und Foramen entepicondyloideum. Ulna kräftig. Femur mit drittem Trochanter. Fibula immer von der Tibia getrennt, vollständig und gut entwickelt. Carpalia beinahe in serialer Anordnung, seriale Stellung in +Phenacodus fast erreicht. Tarsus sehr ähnlich dem der +Creodontia, gewölbte Endfläche des Astragalus tief in das Naviculare eingreifend, das Cuboid nur seitlich berührend. Phalangen mehr oder weniger mit Scharniergelenken, Endphalangen entweder schmal und krallenähnlich, oder (meistens) abgeplattet und hufähnlich. Der Schädel ist langgestreckt, niedrig und im ganzen sehr primitiv; er verbindet die Merkmale der Insectivoren mit denen der primitiven Unpaarhufer und erinnert in manchen Beziehungen auch an primitive Raubtiere, die ja den Insectenfressern, aus denen sie hervorgegangen sind, noch sehr nahe stehen. Die Orbita ist hinten weit geöffnet und die Profillinie des Schädels fast horizontal. Die Schädelkapsel trägt eine Sagittalcrista; im kleinen Hirnhöhlenraum liegt das Kleinhirn hinter den glatten Hemisphären des Großhirns.

Das Gebiß $(\frac{3.1.4.3.}{3.1.4.3.})$ ist in seinem vorderen Abschnitt wenig differenziert und gleicht in dieser Hinsicht ebenso den +Creodontiern wie den primi-

tiven Unpaarhufern und Paarhufern. In der Regel sind die Incisiven, Caninen und die vorderen, einspitzigen Prämolaren durch allmähliche Übergänge der Form untereinander verbunden, während die Molaren sich bei den primitiveren Protungulata ziemlich bestimmt in der Kronenform unterscheiden; bei höher spezialisierten Protungulata werden die hinteren Prämolaren molariform. Die oberen Molaren haben sehr niedere Kronen (sie sind brachyodont), entweder stehen die drei Haupthöcker im Dreieck, (Trigon) oder bei spezialisierteren Formen, wie +*Phenacodus*, wird durch den aus dem Cingulum an der hinteren Innenecke hervorgegangenen Hypocon die primitive Fünfzahl der Höcker (Paracon, Metacon, Protocon, Protoconulus, Metaconulus) zur Sechszahl erhöht. In den unteren Molaren ist das ursprüngliche Trigonid mit drei Spitzen (Protoconid, Paraconid, Metaconid) um ein Talonid verstärkt, das dreispitzig sein kann wie bei +Tetraclaenodon.

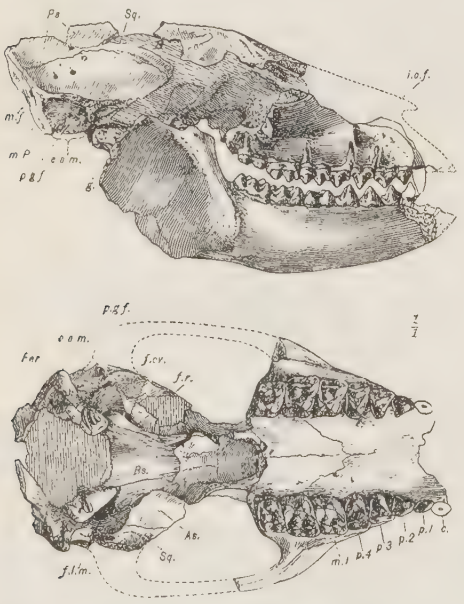


Fig. 424. Schädel von Hyopsodus paulus aus dem Mitteleocän (Bridger-Beds) Nord-Amerikas. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

„Im äußeren Habitus waren die Condylarthra omnivoren Raubtieren ähnlicher als Huftieren. Die Beschaffenheit von Hand und Fuß (plantigrad, höchstens semiplantigrad) gestattete keine sehr rasche Bewegung. Das Gebiß läßt auf gemischte Kost schließen. Die größten Formen erreichten meist die Dimensionen eines Wolfs, die kleinsten die eines Fuchses oder Marders“ [M. Schlosser].

Zu den +Protungulaten sind nach W. D. Matthew folgende Familien zu stellen:

1. +**Mioclaenidae.** — Bunodont, obere M gerundet dreieckig, meist ohne Hypocon, aber gelegentlich ein Oriment desselben vorhanden; Prämolaren einfach. Skelet unbekannt. Nur im Paläocän Nord-Amerikas: +Mioclaenus turgidus Cope usw. (Fig. 423).

2. +**Hyopsodontidae.** — Bunodont, Höcker als abgerundete Kegel entwickelt, gelegentlich mit Andeutungen einer Jochbildung wie bei den primitivsten Pferden (+Eohippus), so daß +Hyopsodus Markmani Abel et Cook auffallend pferdeähnliche Molaren aufweist; Hypocon wird allmählich stärker, P^4 noch dreieckig, nicht molariform. Cingulum kräftig. Zähne im allgemeinen denen der +Phenacodontiden ähnlich. Der Astragalus weist keine engeren Beziehungen zu Insectivoren auf (die eine große symmetrische Trochlea, begrenzt durch Innen- und Außenwinkel besitzen), sondern die Trochlea ist flach, schräge geneigt und hat keinen Innenkiel (ebenso bei ! Creodontiern und primitiven +Protungulaten). Nahe ver-

wandt mit den + Mioclaenidae. Endphalangen krallenförmig. Fast das ganze Skelet bekannt (+*Hyopsodus* Leidy). Vom Untereocän (Wasatch Beds) bis zum Obereocän (Uinta Beds) in Nord-Amerika, aber auch im Untereocän Belgiens (Sparnacien = Oberes Landenien von Vinalmont) von Theilhard de Chardin (1921) nachgewiesen.

3. + **Phenacodontidae.** — Bunodont, bei späteren und höher spezialisierten Formen sogar zum polybunodonten Typus oder sublophodonten Typus übergehend. Durch die gute Ausbildung des Hypoconus erscheinen die oberen M quadratisch; sie sind breiter als lang. Zwischenhöcker (Protoconulus und Metaconulus) gut entwickelt. Gesamtcharakter der M von + Phenacodus sehr ähnlich dem der primitiven Unpaarhufer (z. B. + Hyracotherium). Untere M meist mit sechs Höckern (drei im Trigonid, drei im Talonid). Obere P dreieckig, ohne Hypocon, daher P_4 von M_1 gut unterschieden. I klein und einfach, C als Reißzähne entwickelt, raubtierähnlich. Im Unterkiefer ist der letzte P (P_4) molariform. Schädel (bei + Phenacodus vollständig bekannt) lang, schmal und niedrig; mit langer und gut entwickelter Sagittalcrista. Wie überhaupt bei primitiven Säugetieren, ist der Cranialteil des Schädels im Verhältnisse zum Gesichtsteil lang, so daß die Augen in der Mitte der Schädellänge stehen; die Hirnhöhle ist jedoch sehr klein. Unterkiefer niedrig. Hals von mäßiger Länge, Körper langgestreckt, schlank, Schwanz sehr lang und stark entwickelt. Hüftbeine schlank, wie immer bei primitiven Ungulaten. Gliedmaßen kurz, stämmig und im ganzen sehr primitiv. Humerus mit starker Deltaleiste und Foramen entepicondyloideum. Radius und Ulna getrennt, Ulna ohne Anzeichen einer Reduktion. Femur mit drittem Trochanter, Tibia und Fibula getrennt, Fibula schlanker als Tibia. Hand und Fuß fünfstrahlig, dritter Finger und dritte Zehe die längsten. Hallux schon bei + Euprotogonia reduziert, aber noch mit allen Phalangen und noch funktionell. Astragalus oben mit Gleitrinne, unten mit konvexer Gelenkfläche gegen das Naviculare (primitives, an Raubtiere erinnerndes Merkmal). Astragalus mit Fibularfacette. Naviculare artikuliert mit Cuboideum und Calcaneus. Endphalangen in Hufform.

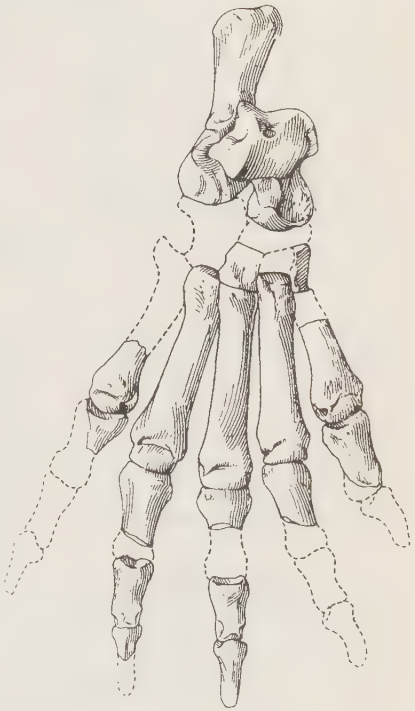


Fig. 425. Hyopsodus walcottianus Matth. et Granger. Hinterfuß. × 1½; aus dem Untereocän Nordamerikas (Wasatch Beds). Nach Matthew und Granger.

+ *Protogonodon* Scott, vertreten durch zwei Arten (+ P. pentacus und + P. stenognathus Matthew) in den basaleocänen Puerco Beds des

San Juan Basin, Neumexiko, ist die primitivste Gattung der †Phenacodontiden. Ihr schließt sich zeitlich an:

†*Euprotogonia* Matthew, Basaleocän (Torrejon Beds) von Neumexiko und Montana (†Euprotogonia puercensis Cope und †E. minor Matth.).

†*Phenacodus* Cope mit der am besten bekannten Art †Ph. primaevus Cope, vertritt die Familie im Untereocän Nord-Amerikas (Wasatch Beds und Wind River Beds). Einzelne Backenzähne, die dieser Gattung zugewiesen werden müssen [Theilhard de Chardin und L. Dollo], sind im

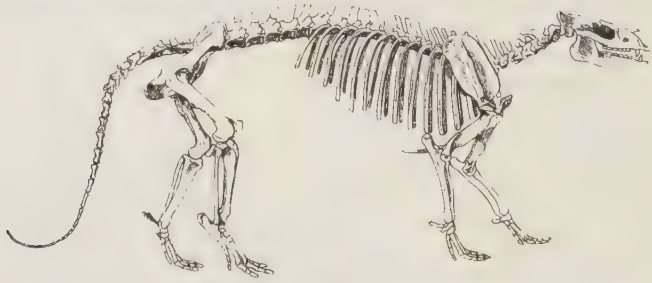


Fig. 426. Rekonstruktion des Skeletes von Phenacodus primaevus Cope. In $^1/_{18}$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Untereocän (Sparnacien) von Epernay in Frankreich und Orsmael in Belgien entdeckt worden und beweisen unter anderem eine Faunenverbindung zwischen Nord-Amerika und Europa zu dieser Zeit.

†*Ectocion* Cope. — Zusammen mit †Phenacodus primaevus Cope in zahlreichen Resten gefunden, die sich auf mehrere Arten verteilen (†E. superstes Matth., †E. Osbornianum Cope, E. Ralstonensis Matth., †E. parvus Matth.). Das wichtigste Merkmal von †Ectocion besteht in dem Fehlen des Zusammenschlusses der drei hinteren Molarenhöcker zu einem Metaloph: der Hypocon bleibt vom Metaconulus scharf getrennt und die Anordnung der fünf Höcker des Trituberkulärmolaren (Paracon, Metacon, Protoconulus, Metaconulus, Protocon) bleibt gewahrt. Matthew ist der Ansicht (1915), daß in dieser Gattung die Wurzel des Perissodaktylenstammes zu suchen ist.

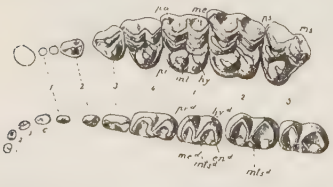


Fig. 427. Obere und untere Backenzähne von Meniscotherium terrae-rubrae aus dem Wasatch. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

4. †**Meniscotheriidae.** — Lophoselenodont. Die beiden ersten oberen M quadratisch, Hypocon in M^1 und in M^2 mit dem Metaconulus zu einem Kamm verschmolzen, die übrigen Höcker halbmondförmig, die äußeren zu einem W-förmigen Ektoloph verbunden. Letzter oberer M ohne Hypocon, daher dreieckig. Im letzten unteren M fehlt der dritte Lobus, der sonst für diesen Zahn ein bezeichnendes Merkmal bei primitiven Ungulaten zu bilden pflegt. C sehr klein. Hintere obere P nicht molariform, Umriß dreieckig. Untere Backenzähne ähnlich denen der primitiven Perissodaktylen, mit zwei sichelförmigen Kämmen (sogenannten „Halbmonden"), P_1, P_2 und P_3 einspitzig. Körpergröße gering, Rumpf langgestreckt, Beine länger und schmächtiger als bei †Phenacodontiden; der fünfzehige Fuß erinnert in seiner Gesamtform und in seinem Bau sehr an den der lebenden Hyracoidea.

+Meniscotherium terrae rubrae Cope, +M. chamense Cope und +M. tapiacitis Cope im Untereocän (Wasatch Beds) von Wyoming und Neumexiko.

5. +**Pleuraspidotheriidae.** — Bunoselenodont, in den oberen M vier oder fünf Höcker; kein Hypocon ausgebildet. Die Höcker verteilen sich auf Paracon und Metacon (außen), Protocon (innen); von den Conuli sind meist nur der Protoconulus in M^1 und M^2 vorhanden, in M^3 auch der Metaconulus, so daß dieser Zahn rein trituberkulär erscheint. Untere Backenzähne nach den letzten Untersuchungen von Theilhard de Chardin (1921) ausgesprochen huftierartig, so daß die systematische Position bei den Protungulata, zuerst bezweifelt, dann von M. Schlosser befürwortet, nunmehr gesichert erscheint. I und C sehr klein, besonders die I sind stark reduziert und stehen dicht gedrängt auf der Vorderkante des Unterkiefers, gefolgt von dem größeren C, dem zwei einwurzelige P folgen; hinter P_2 ein Diastem, dann der größere P_3 (bei +*Pleuraspidotherium* Lem., während bei +*Orthaspidotherium* Lem. das Diastema zwischen P_2 und P_3 fehlt und dagegen die Lücke zwischen P_1 und P_2 liegt). Drei stark beschädigte Schädel bekannt, die im allgemeinen primitive Merkmale aufweisen. Im Humerus fehlt das Foramen entepicondyloideum. Radius und Ulna fast gleich stark ausgebildet, frei. Femur groß, in seiner proximalen Partie abgeplattet. Trochanter tertius vorhanden, aber schwach. Astragalus typisch condylarthrenartig [nach Th. de Chardin]. Metatarsale I und Metacarpale I vorhanden, aber Zuweisung zu den beiden Gattungen nicht ganz sicher. Endphalangen an den Enden zu schmalen Hufen verbreitert. Nur aus dem Paläocän Frankreichs (Thanetien) von Cernay bei Reims bekannt: +Pleuraspidotherium Aumonieri Lemoine, +Pl. remense Lemoine, +Orthaspidotherium Edwardsi Lemoine.

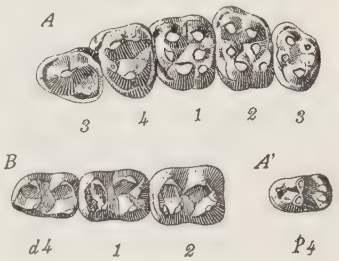


Fig. 428. Obere Backenzähne (obere Reihe) und untere Backenzähne (untere Reihe) von Euprotogonia puercensis aus dem Torrejon. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn und Ch. Earle.

II. **Unterordnung: Perissodactyla** Owen.

(Mesaxonia Marsh.)

Pferde, Tapire und Nashörner vereinigt die moderne Zoologie in einer Ordnung auf Grund tiefgehender anatomischer Übereinstimmung, namentlich auch im Bau der Extremitäten und des Gebisses, und diese Vereinigung erscheint zwingend im Licht der Paläontologie.

Cuvier trennte noch die Pferde, die er Solipedes nannte, von den Tapiren und Rhinocerossen, die er zusammen mit den Schweinen als Ordinaria vereinigte. Alle aber brachte er mit den Proboscidea und Hyracoidea in einer großen Ordnung zusammen, die er als Pachydermes den Ruminants gegenüberstellte. Ducrotay de Blainville unterschied dann bereits die fraglichen Tiere als Ongulogrades normaux à doigts impairs von den Ongulogrades normaux à doigts pairs. Noch stärker erhob R. Owen alsdann die Zehenzahl zum Einteilungsprinzip und schied scharf die paarzehigen Artiodactyla von den Perissodactyla, unter welchem Namen er, neben zahlreichen anderen Familien, die wir heute nicht mehr den Perissodactyla

zuzählen, die Pferde, Tapire und Rhinocerosse vereinigte, die wenigstens im Hinterfuße unpaarzehig sind.

Dieser Auffassung huldigt man bis zum heutigen Tage. Nur legt man dabei mehr und mehr das Hauptgewicht nicht so sehr auf die Zahl der Finger und Zehen als vielmehr auf ihre gegenseitige Länge; auf das Überwiegen des dritten Fingers und der dritten Zehe; auf das Verhalten von Carpus und Tarsus; endlich auf das mechanische Moment, d. h. die Art der Übertragung der Körperlast auf die Extremität. Dies spiegelt sich wieder in dem Namen Mesaxonia, der darauf hinweist, daß die Extremitätenachse durch den dritten Finger geht, im Gegensatz zu den paarzehigen Paraxonia, bei denen sie zwischen den 3. und 4. Finger fällt (S. 415).

Im übrigen sind Habitus und Lebensweise der Perissodactyla verschieden genug. Dies äußert sich auch, trotz weitgehender Übereinstimmung, in mannigfacher Verschiedenheit im Bau. Zunächst im Integument. Dasselbe erlangt bei den Nashörnern außerordentliche Dicke, bei den indischen Arten in dem Maße, daß es in der Schulter-, Rumpf- und Schwanzgegend fast unbewegliche Platten von gegebener Form bildet, die durch dünnere Zwischenräume, gewissermaßen Gelenke, so verbunden sind, daß sie Bewegungen gestatten. Dementsprechend ist die Behaarung nur eine dürftige und ist beim weißen Rhinoceros auch im jungen Tier gar nur auf einen Besatz weicher Haare längs Schwanz und Ohrrand beschränkt. Sie unterliegt mit zunehmendem Alter Rückbildung, besonders im anfänglich ziemlich dichten Kleid dicker Haare von Rh. sumatrensis. Der im Diluvium ausgestorbene †Rh. antiquitatis hatte aber, entsprechend seinem nördlichen Vorkommen, ein dichtes, weiches Kleid langer Haare, die in echten Bündeln angeordnet waren [Hoyer]. Bei Rh. sondaicus zeigt die Haut mosaikartige, mehrseitige Schildchen, denen beim Embryo eine große, platte Lederhautpapille entspricht [de Meijere]. In der Mitte jedes Schildchens steht eine oder mehrere Borsten, während seine Peripherie von weiteren Haaren umstanden wird.

Die dicke Haut von Tapirus bedeckt nur ein dünnes Kleid von Haaren in unregelmäßigen Gruppen von mehr als drei angeordnet.

Bei den Pferden, deren Haut gewöhnliche Dicke hat, ist die Behaarung kräftig; sie setzt sich aus kürzeren „Wollhaaren“ und längeren „Deckhaaren“ zusammen. In unserem Klima fällt ersteres im Frühjahr aus, während die Deckhaare durch kürzere ersetzt werden. Letztere werden im Herbst länger und gleichzeitig entwickeln sich zwischen ihnen neue Wollhaare. Die langen Haare am Schwanz, im Schopf am Hinterkopf und am Halse die Mähne (juba) sind kaum einem Wechsel unterworfen. Die Haarstellung ist eine unregelmäßige, über ihre Richtung wurde Bd. I, S. 15 gehandelt.

Das Integument zeigt verschiedene bemerkenswerte Gebilde.

Als auffallendste Epidermisbildung erscheint das Horn der Nashörner, das aus einer soliden Masse verhornter Epidermiszellen besteht, welche sich auf exzessiv hohen Lederhautpapillen, die über das Niveau der Haut emporragen, sich bilden. Konisch von Form, mehr oder weniger schwach nach hinten gebogen, erreicht es bei einzelnen Arten weit über ½ m Länge, die aber weniger unter artlichem Einfluß steht als vielmehr abhängt von dem Maße, in welchem dieses Horngebilde abgerieben wird. Es ruht auf den verschmolzenen Nasenknochen. Tritt ein zweites Horn hinzu, so sitzt dieses meist auf einer Protuberanz der Frontalia.

Den Pferden eigentümliche Horngebilde sind als Kastanien und Sporne bekannt. Erstere Hautschwielen, auch wohl Hornwarzen genannt, sind unbehaarte ovale Hautstellen, an denen eine dicke verhornte Epidermis eine starke Entwicklung von Lederhautpapillen überdeckt. Ihre Lage an der Innenseite der Extremitäten, vorn oberhalb des Carpalgelenkes, hinten gleich unterhalb der Ferse, schließt den oft ausgesprochenen Gedanken aus, daß es die Hornbekleidung eines übrigens spurlos verloren gegangenen Fingers sei. Dieses Gebilde, dessen Größe veränderlich ist, fehlt am Tarsus der gestreiften Pferde und Esel, sowie gelegentlich auch beim Pferd und dokumentiert sich schon dadurch als ein in Rückbildung begriffenes Organ. Seine phylogenetische Bedeutung ist trotz der umfangreichen Literatur noch immer unaufgeklärt. Gegenüber der Deutung als Sohlenballen, erscheint es, ihrer Lage wegen, wahrscheinlicher, daß die Kastanien Andeutungen sind von Ausmündung verloren gegangener gehäufter Drüsen, ursprünglich vielleicht kombiniert mit Tasteinrichtungen, wie wir derartige Organe in der Reihe der Ungulaten kennen als Carpalorgan der Schweine, als kastanienartige Bildungen vom Lama, als tarsale und metatarsale Bürsten zahlreicher Hirsche und Antilopen.

Fig. 429. Sohlenfläche des Hornschuhes vom Pferde. Nach Leisering. *a* Hornwand; *b* Eckstreben; *c* Hornsohle; *d* Hornstrahl; *e* dessen Spitze; *f f* dessen Schenkel; *g* dessen Strahlfurche (= mittlere Strahlspalte); *g g* seitliche Strahlspalte; *i i* Hornballen.

Der Sporn stellt eine zweite Art von Hautschwielen dar, die als rundliches Horngebilde an der volaren resp. plantaren Seite des Fersengelenkes (Metacarpo- resp. Metatarso-phalangealgelenk) in einem Schopf häufig verlängerter Haare, dem Köthenschopf, liegt. Er wäre eher als rudimentärer Carpal- resp. Tarsalballen zu deuten. Und da er, z. B. nach Zietzschmann, im Bau mit den Kastanien übereinstimmt, würde das auch auf die Deutung der letzteren als Sohlenballen ein Licht werfen. Aber auch hier ist der Gedanke an Beziehungen zu verlorenen Hautdrüsen nicht ganz zu verwerfen, wie sie durch Owen bekannt ist von der Beugeseite zwischen Carpus und Metacarpus bzw. Tarsus und Metatarsus beim indischen Rhinoceros.

Da die Equiden die einzigen Säuger sind, deren Extremitäten nur einen Finger haben, auf dessen Spitze die Körperlast ruht, so muß hier die Nagelbekleidung, die wir Huf (Ungula) nennen und welcher die Ungulata ihren Namen entlehnen, in höchster Ausbildung sich finden. Der Huf besteht, was seine hornigen Teile, den „Hornschuh" oder die Hufkapsel anlangt, zunächst aus der Wand (Hornwand), die, aus echter Nagelsubstanz aufgebaut, der dorsalen Nagelplatte unguikulater Säuger entspricht (I. S. 22). Sie ist an ihrer Innenseite von longitudinalen, tiefen Furchen versehen, welche den parallelen lamellären, blutreichen Papillen der bindegewebigen Matrix des Hufes entsprechen.

Aus der reichen, spezialisierten Nomenklatur der Veterinären kann nur hervorgehoben werden, daß diese Lederhaut-Lamellen auch „Fleischblättchen" heißen und von der „Fleischwand" (der Wandlederhaut) ausgehen. Der Lederhaut entsprechend, umgibt diese, und damit auch die Hornwand, die äußerst kurze, stark verbreiterte, dorso-ventral zusammengedrückte Nagelphalanx von vorn und von der Seite, mithin deren dorsalen Teil, der distal fast halbkreisförmig endet und aus äußerst festem, dichtem Knochengewebe besteht. Nach oben geht die Fleischwand in die Fleischkrone (Kronenlederhaut) über, welche als kranzförmiger Wulst die Hufmatrix umgibt und nach oben in die Haut sich fortsetzt. Ihre epidermoidale Bedeckung unterscheidet sich von der Haut durch bedeutendere Dicke;

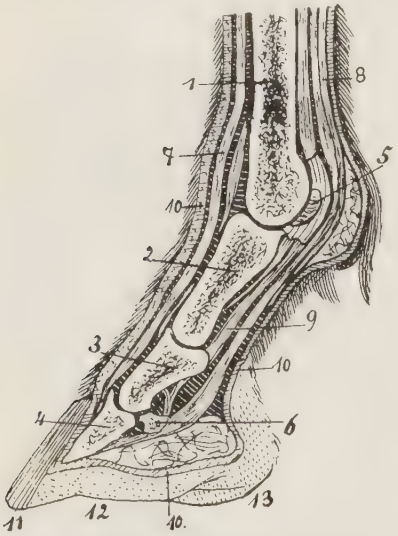


Fig. 430. Medianschnitt durch den Fuß des Pferdes. Nach Flower. *1* Metacarpus; *2, 3, 4* 1.—3. Phalanx; *5* und *6* Sesamknochen; *7* Sehne des Streckmuskels; *8* des oberflächlichen; *9* des tiefen Beugemuskels; *10* Epidermis und Lederhaut; *11* Hornwand; *12* Hornsohle; *13* Hornstrahl.

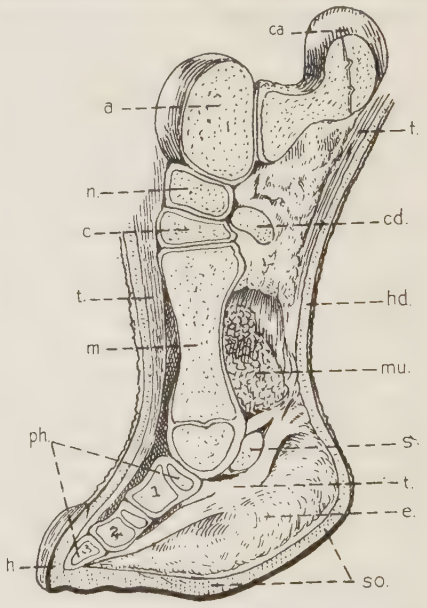


Fig. 431. Längsschnitt durch den Fuß eines jungen Ceratotherium simum. Nach H. Lang. *a* Astragalus; *c* Cuneiforme; *ca* Calcaneus; *cd* Cuboid; *e* elastisches Kissen; *h* Huf; *hd* Haut; *m* Metatarsale III; *mu* Beugemuskel; *n* Naviculare; *ph* Phalangen; *s* Sesamoid; *so* Sohlenhorn; *t* Beuge- bzw. Streckmuskelsehne.

von ihr geht die Basis der Hornwand aus. Der Teil des Hufes, der auf dem Boden ruht, wird bedeckt durch die Hornsohle, eine dicke Hornplatte, welche den Innenraum innerhalb des Unter- und Innenrandes (des sogenannten Tragrandes) der Hornwand ausfüllt. Hinten hat sie einen tiefen Ausschnitt von V-Form, in welchem der Strahl eingekeilt ist, ganz hinten jederseits begrenzt durch die eingebogenen Ecken der Hornwand, als Eckstreben bekannt. Der Hornstrahl, der ebenso wie die Hornsohle aus verhorntem Epithel besteht und dem Sohlenhorn der übrigen Nagelbildungen entspricht, geht nach hinten in die Hornballen über, welche eine leichte Modifikation des Integumentes darstellen, tubulöse Drüsen enthalten und den Zehenballen anderer Säuger entsprechen (Fig. 429).

Letztere Teile sind die elastischen Nebenorgane des Hufes, welche die Aufgabe haben, den Stoß des auftretenden Fußes zu brechen und Änderung der Gestalt des Hufes zu ermöglichen. Sie haben als Unterlage das Hufpolster, ein fibröses elastisches, fetthaltiges Kissen, in Fig. 430 schematisch oberhalb der unteren 10 angedeutet. Es entspricht der bindegewebigen Unterlage der Zehenballen der Säuger und ist ein verkleinertes Abbild des Sohlenpolsters von Rhinoceros (Fig. 431). Es wird umfaßt von den beiderseitigen Hufknorpeln, die als ansehnliche faserknorpelige Gebilde den lateralen Ästen des „Hufbeins" (Phalanx tertia) aufsitzen.

Der Huf genügt damit den höchsten Anforderungen, die an die Nagelbekleidung eines Fußes gestellt werden können, der zur Aufgabe hat, ein schnellfüßiges Tier zu tragen. Er ist ein schlechter Wärmeleiter, er hat hohe Elastizität, er bietet eine sichere Unterlage, da infolge ungleicher Härte der hornigen Teile deren Abnutzung ungleich geschieht, woraus eine unebene, sichere Sohlenfläche resultiert. Es ist deutlich, daß solch kompliziertes Gebilde nicht in einem Gusse entstand. Wir deuteten bereits die äquivalenten Teile anderer Nagelbekleidungen an. Deutlicher wird die Genese bei Vergleich der Hufe von Rhinoceros, Tapir und Pferd. Die Hufbekleidung des Rhinoceros besteht aus einer nach vorn gewölbten Hornplatte (Hornwand), welche die Dorsalfläche der Nagelphalanx bedeckt, hinten sich einwärts beugt und das ventrale Sohlenhorn einschließt. Somit ist die Sohlenfläche jedes Hufes vollständig in sich abgeschlossen [Eber] und grenzt an die Zehenballen, die zu einer großen Sohlenfläche verschmolzen sind. Zwischen ihr und der Ventralfläche der steil aufgerichteten Finger liegt ein bindegewebiges, elastisches Kissen von großer Ausdehnung, geeignet, das enorme Gewicht des Körpers zu tragen. Die verschmolzenen Zehenballen dringen nicht in das Sohlenhorn, in den eigentlichen Huf vor. Dies geschieht wohl beim Tapir (Fig. 434), wo der Zehenballen in jeden Huf einen besonderen zapfenartigen Fortsatz abgibt, der, in die Hornsohle sich einschiebend, zwischen die eingebogenen hinteren Schenkel der Hornwand, den Eckstreben, eingezwängt liegt [Eber]. Diesem Fortsatz entspricht der „Strahl" des Pferdehufs. Letzterer ist somit der modifizierte Zehenballen des III. Fingers, dessen weiche und sehr elastische Hornschicht große Dicke erreicht [Möller, Boas]. Bemerkenswert ist, daß das Rhinoceros geboren wird mit Hufen, deren distales Ende, wie Fig. 432 zeigt, zur Sohlenfläche umgebogen ist. Ihre wahre Form erlangen sie erst durch Abschleißen des zugespitzten Endes. Es handelt sich um eine spezielle Form der Peronychiumbildung (I, S. 6, 22). Das gleiche ist bei den Pferden der Fall.

Fig. 432. Sohlenfläche von Hand (a) und Fuß (b) eines neugeborenen Rhinoceros (Dicerorhinus) sumatrensis. Die drei zugespitzten Hufe sind zur Sohlenfläche umgebogen. Nach Bartlett.

Alveoläre und tubulöse Drüsen sind wenigstens bei Pferd und Tapir gut entwickelt. Anhäufungen von Hautdrüsen, die in einer Hauteinstülpung oberhalb der vier Fußsohlen ausmünden (s. oben), fand Owen bei indischen Nashörnern, sie fehlen aber den afrikanischen Arten.

Übrigens treten konglobierte Hautdrüsen bei Perissodactyla, soweit bekannt, nicht auf.

Allerdings begegnet man in der Literatur wiederholt der Angabe, wenigstens der Vermutung, daß die Vorfahren der Equiden Prä- oder Antorbitaldrüsen besaßen. Man deduzierte das aus dem Vorkommen einer präorbitalen untiefen Einsenkung im facialen Teil des Maxillare, die bei vielen heutigen Pferden sich noch nachweisen läßt, demnach nicht charakteristisch ist, wie Lydekker meinte, für Quagga, +Hipparion usw., den späteren occidentalen Pferden aber fehlen sollte. Es handelt sich hierbei um die verschieden stark eingesenkte Ursprungsstelle des Musc. levator

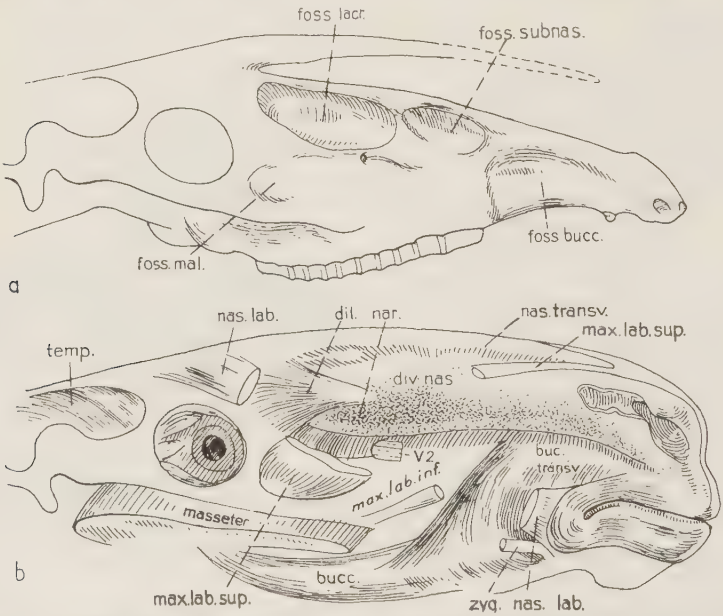


Fig. 433. a Schädel von +Onohippidium mit untiefer Fossa malaris und tiefer Fossa lacrymalis, subnasalis und buccinatoria. b Versuch einer Restoration des Ursprunges und Ansatzes des Diverticulum nasi sowie der tieferen Muskeln, nach Gregory. M. buccinatorius, buccinatorius transversus, dilatator narium, levator naso-labialis, maxillo-labialis inferior, maxillo-labialis superior (levator labii superior proprius), masseter, nasalis transversus, temporalis, zygomaticus. Nach Gregory.

labii superioris proprius, der identisch ist mit dem M. levator proboscidis von Schwein und Tapir. Seine Stärke wird zunehmen bei rüsselartiger Ausbildung der Oberlippe. Hieraus erschloß Studer, daß die tiefe Präorbitalgrube bei +Hipparion proboscideus auf den Besitz eines Rüssels weise. Er sieht hierin auch die Erklärung für die lange, tiefe, scharf abgesetzte Grube bei +Onohippidium. Sie könnte aber mit Brinkmann (1911) auch zu erklären sein durch das Diverticulum nasi (s. unten), das beim Pferd rudimentär, beim Esel besser ausgebildet ist, noch mehr bei Rhinoceros und endlich beim Tapir sich weit nach hinten erstreckt und eine tiefe Einsenkung in den Knochen verursacht. Mehr Klarheit in diese Sache hat Gregory (1920) gebracht, der darlegte, daß von der oben genannten maxillaren Grube, der Fossa malaris, eine Fossa lacrymalis [Osborn

und Gidley] zu unterscheiden ist, da sie, höher gelegen, zum Teil auf dem Lacrymale liegt. An sie schließt sich eine Fossa subnasalis, die auch getrennt sein kann (Fig. 433). Die malare Grube fand oben ihre Erklärung. Die beiden anderen dienten wohl zur Aufnahme des Diverticulum nasi (s. unten) und sind entsprechend dessen Ausbildung ebenfalls sehr verschieden stark entwickelt.

Die inguinalen Milchdrüsen, die während der Laktation euterähnlich anschwellen, haben zwei komprimierte Zitzen, auf deren Spitze zwei Strichkanäle, bei Rhinoceros zahlreichere ausmünden. Beim Hengst liegen die rudimentären Zitzen mehr oder weniger verborgen in der Präputialfalte.

Am Schädel ist das Überwiegen des Angesichtsteiles über den Gehirnteil beim Pferde am auffälligsten. Letzterer hat nur bei Tapir und Pferd einen Sagittalkamm, der sich beim Pferd an einen hohen Occipitalkamm anschließt. Es hat auch ein Interparietale, das mit den Parietalia verschmilzt. Ein Alisphenoidkanal tritt allgemein auf. Die Gelenkgrube für den Unterkiefer ist untief, von vorn nach hinten kurz und konkav, quer aber stark verbreitert. Hinten wird sie begrenzt durch einen auffallend hohen Processus postglenoideus. Der starke Processus posttympanicus vereinigt sich mit dem Proc. paroccipitalis, so jedoch, daß sie an ihrer Wurzel das Mastoid zwischen sich fassen. Hierdurch wird dasselbe entweder ganz unsichtbar (Rhinoceros) oder es tritt deutlich, aber in geringer Ausdehnung zutage (Pferd, Tapir); Fig. 49, Bd. I. stellt drei Stadien dieser Umbildung dar. Sie zeigt, daß bei einzelnen Rhinoceros-Arten die langen Processus postglenoideus und posttympanicus sich in der Weise vereinigen, daß ein falscher äußerer Gehörgang entsteht. Das Maximum erreicht diesbezüglich Rh. sondaicus, das Gegenteil Rh. sumatrensis. Hier beteiligt sich noch das Tympanicum mit einer dicken Lippe an der Bildung der unteren und hinteren Wand des äußeren Gehörganges, was bei den übrigen Arten nur noch schwach geschieht. Im übrigen ist nach van Kampen das Tympanicum ein kleiner, langgestreckter Knochen, nur mit dem Proc. Folii verbunden. Er bildet die Außenwand der sehr kleinen, unebenen Bulla ossea. Ihre mediane Wand liefert ein Entotympanicum, das mit dem Petrosum verschmilzt und die Form des Tympanicum hat. Beim Tapir ist letzteres nur lose mit dem Schädel verbunden. Es ist fast zu klein, um sich am äußeren Gehörgang zu beteiligen; wohl aber bildet es die äußere Wand der Paukenhöhle. Deren innere Wand stellt das Petrosum dar. Ein Entotympanicum ist noch nicht nachgewiesen. Das gilt auch für Equus. Dessen ebenfalls kleine, nicht aufgeblähte Bulla, die nur durch das Tympanicum gebildet

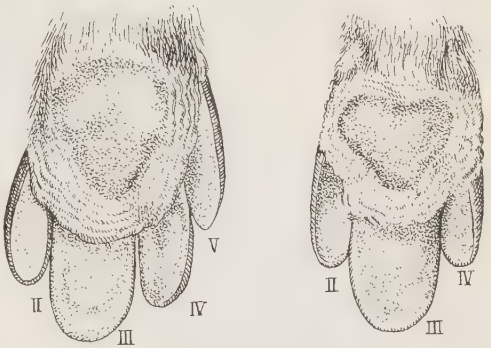


Fig. 434. Sohlenfläche links von der Hand, rechts vom Fuß, von Tapirus indicus, nach Murie. In der Mitte liegt der Sohlenballen. Die zehenförmige Fortsetzung der Zehenballen in das Sohlenhorn, das die Unterseite der Hufe anfüllt, ist nicht deutlich.

erscheint, gleicht aber so sehr der von Rhinoceros, daß v. Kampen Beteiligung eines Entotympanicum vermutet. Im übrigen liefert das Tympanicum die ziemlich lange vollständige Röhre des äußeren Gehörganges. Wie bei Rhinoceros bildet es ventral eine Scheide zur Aufnahme des Tympanohyale.

Mit Ausnahme von Tapir hat also Ankylosierung von Tympanicum und „Perioticum" statt, niemals aber mit dem Squamosum. Das Tympanoperioticum wird denn auch an seiner vorderen und medialen Seite vom Basioccipitale und Sphenoid geschieden durch einen weiten Spalt, der im Leben teilweise durch faserknorpelige Masse angefüllt ist und dem Foramen lacerum, F. jugulare, F. caroticum, F. ovale und spinosum entspricht und demgemäß dem dritten Ast des Trigeminus, dem Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius, der Arteria carotis interna und der Vena jugularis Aus- resp. Eintritt gewährt.

Die Orbita fließt bei Rhinoceros und Tapir mit der Temporalgrube zusammen, wie überhaupt bei eocänen Ungulata, auch bei Vorfahren des Pferdes, die erst im mittleren Miocän einen Orbitalring erlangen. Dieser trennt beim heutigen Pferde Orbita und Schläfengrube durch eine Knochenbrücke, welche durch Verbindung des Jochbogens mit dem Processus postorbitalis (zygomaticus) des Frontale zustande kommt. Diesen Jochbogen bildet der Proc. zygomaticus squamosi, der so ungewohnte Ausdehnung hat, daß er am Hinterrande der Orbita sich beteiligt. Das Jugale liegt demnach ganz in der Gesichtsfläche und begrenzt von unten her die Orbita, während die vordere Begrenzung das große Lacrymale liefert, dessen orbitale Fläche das Foramen lacrymale enthält und eine so umfangreiche Angesichtsfläche hat, daß es mit dem Nasale in ausgedehnte Berührung kommt und damit Frontale und Maxillare trennt. Demnach ist das Maxillare nur auf den Boden der Orbita verwiesen. Über die präorbitale Grube, die für manche vorzeitliche Equiden, namentlich für + Hipparion charakteristisch ist, wurde bereits auf S. 636 gehandelt. Das Maxillare ist übrigens ein großer Knochen, namentlich in seinem alveolären Teil, der entsprechend der langen Reihe großer Backenzähne, bis unter das Jugale reicht. Mit seinen Gaumenfortsätzen grenzt er hinten an die kleinen Palatina, deren Hinterrand namentlich bei Rhinoceros tief ausgeschnitten ist. Ihr Vorderrand reicht bei Tapir und Pferden bis zum vorletzten, bei Rhinoceros bis zum drittletzten Zahn. Die Pterygoidea sind wenig umfangreich, eine Fossa pterygoidea fehlt. Der harte Gaumen wird somit in der Hauptsache durch

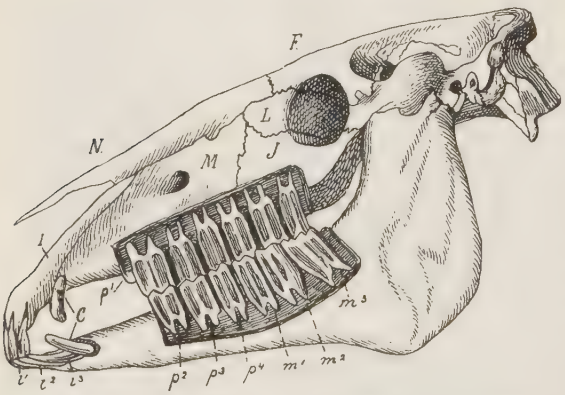


Fig. 435. Equus caballus; nach Flower. Die Wurzeln der 3 Prämolaren $p^{\frac{1}{2}}$ und p^{2-4} sowie die Molaren m^{1-3} sind bloßgelegt; i^{1-3} Incisivi; *C* Caninus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale.

die Maxillaria gebildet. Die Intermaxillaria haben hinter ihrem Alveolenrande nur gering entwickelte Gaumenfortsätze, welche die Foramina incisiva begrenzen helfen. Bei Tapir tritt früh Ankylosierung der Intermaxillaria auf. Erhebliche Verschiedenheiten bieten die Intermaxillaria, namentlich in ihren Nasenfortsätzen, dar. Während sie bei Equiden von der Seite her die langen knöchernen Nasenlöcher begrenzen und bis an die Nasalia reichen, sind sie bei Tapir und Rhinoceros klein und können bei einzelnen Arten der letzteren, in Zusammenhang mit dem Verlust der oberen Incisivi, so rudimentär werden, daß sie einander nicht mehr in der Medianlinie berühren, so daß die Maxillaria die Nasenlöcher seitlich einschließen. Bei den beiden letztgenannten Tieren sind diese überhaupt sehr weit und zeigen weitere Besonderheiten der Nasalia. Rhinoceros hat die nach hinten verbreiterten Nasalia durch Ankylosierung zu einer umfangreichen oblongen oder triangulären, gewölbten Platte vereinigt, welche die Nasenlöcher überdacht und als starke Basis für das Horn dient. Sie erfuhr bei den ausgestorbenen + Elasmotherium und + Rhinoceros antiquitatis (tichorhinus) hierbei Verstärkung durch Verknöcherung des Mesethmoid. Letzteres ist auch bei Tapiren der Fall, obwohl bei ihnen die Nasalia klein sind und weit nach hinten gerückt, so daß die großen knöchernen Nasenlöcher bis in die Höhe der Orbitae sich nach hinten erstrecken; bekanntlich schließt sich an sie der bewegliche Rüssel. Das Lacrymale blieb durch diese Einrichtung in seinem facialen Teile klein, hat übrigens einen höckerigen Orbitalrand, der sich bei Rhinoceros, ähnlich wie bei Procavia (Hyrax) und Elephas, zu einem bedeutenden Vorsprung erhebt, genau vor dem Foramen lacrymale, das hierdurch in zwei Löcher geschieden werden kann.

Alles in allem hat sich Rhinoceros den primitiveren Schädelbau bewahrt; die Equiden haben ihn in manchen Punkten (Orbita, Tympanicum) mehr spezialisiert, in anderen aber, wie Mastoid, Intermaxillare, Nasale sind sie wieder primitiver; Tapir steht etwa in der Mitte.

Die Unterkieferhälften sind in einer, bei Tapir langen, Symphyse ankylosiert; der hohe Gelenkkopf ist von vorn nach hinten konvex und kurz, sehr lang aber in der Quere und gestattet in der Hauptsache nur Charnierbewegung mit geringer seitlicher Exkursion. Entsprechend der Ausbildung des Musc. temporalis, der zurücktritt gegenüber dem starken Musc. masseter, ist der hintere und aufsteigende Teil des Unterkiefers sehr breit, der Processus coronoideus eher schwach, bei Tapir aber hoch. Hier springt auch die konvexe Ecke gerundet und einwärts gebogen weit vor.

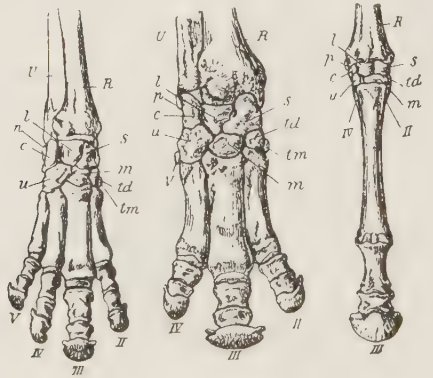
Der Zungenbeinapparat ist ausgedehnt verknöchert. Abgesehen von Tapir, wo er einfacher ist, haben die übrigen ein starkes Glossohyale, das vom Zungenbeinkörper in die Zungenwurzel dringt. Die Thyreohyalia sind groß. Die vorderen Hörner haben verknöcherte Epi-, Cerato- und sehr lange Stylhyalia, die mit dem bereits genannten Tympanohyale in Verbindung treten (I, Fig. 73, S. 100).

In der Wirbelsäule fällt die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel niemals unter 22, indem sie bei Tapir 18 thorakale und 5 lumbale, bei Rhinoceros 19—20 + 4—3, bei Equiden 18—19 + 6—5 beträgt. Die Zahl der Sakralwirbel beträgt 6 (Tapir), 4 (Rhinoceros) oder 5 (Equiden). In gleicher Reihe ist die Zahl der Schwanzwirbel ungefähr 12, 22 oder 17.

Die Halswirbel sind opisthocöl, indem ihr Körper hinten ausgehöhlt ist zur Aufnahme des konvexen Gelenkkopfes des folgenden Wirbelkörpers; dieser Charakter erhält sich, stets mehr abgeschwächt, bis zu den Lenden-

wirbeln. Die Opisthocölie nimmt vom 3. bis 7. Halswirbel zu; desgleichen in der Reihe: Tapir, Rhinoceros, Pferd; sie tritt übrigens bereits bei den ältesten Perissodactyla in die Erscheinung [Grix]. Rotatorische Bewegung der Halswirbelsäule wird hierdurch begünstigt, namentlich bei den Pferden, auch schon durch die größere Länge der Wirbelkörper. Deren Fortsätze, unter denen Hypapophysen nicht fehlen, sind übrigens gering ausgebildet, im Gegensatz zu den großen Processus transversi und spinosi bei Rhinoceros. Trotzdem haben auch die Pferde ein auffallend starkes, an elastischen Fasern reiches Ligamentum nuchae zum Tragen des schweren Kopfes.

Das Schulterblatt ist lang, schmal, ohne Acromion, mit kleinem Processus coracoideus und niedriger Spina. Am starken, kurzen Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum; der proximale Gelenkkopf springt nicht vor und sieht einigermaßen nach hinten; der distale ist gerade abgeschnitten und ge-



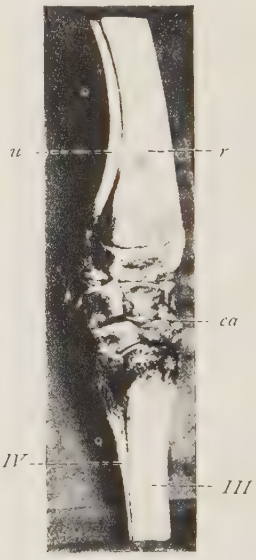


Fig. 436. Fig. 437. Fig. 438. Fig. 439.

Fig. 436—438. 436 Hand von Tapir; 437 Nashorn; 438 Pferd. *c* Triquetrum; *l* Lunatum; *m* Capitatum; *p* Pisiforme; *R* Radius; *s* Scaphoid; *td* Trapezoid; *tm* Trapezium; *u* Hamatum; *U* Ulna. Nach Flower.

Fig. 439. Ein Teil der rechten Vorderextremität eines einjährigen Fohlens mit ganz ausgebildeter Ulna. Nach Vermeulen. *r* Radius; *u* Ulna; *ca* Carpus; *III*, *IV* Metacarpale III und IV.

stattet nur Winkelbewegung mit Radius und Ulna. An diesen Knochen bekundet sich bereits die Umbildung, welche die perissodaktyle Extremität erfuhr. Stets ist in ihr der III. Finger der stärkste; die Extremitätenachse geht durch seine Mitte (Mesaxonia) und zerlegt ihn in zwei symmetrische Hälften. Historisch gesprochen war anfänglich die Haltung der Finger noch eine digitigrade, wie Tapir noch zu sehen gibt (I. Fig. 114, S. 149). Je mehr aber der III. Finger der allein funktionierende wird, um so mehr erstarkt er nach Länge und Dicke. Hierbei verbreitert sich das proximale Ende seines Metacarpus und schiebt die seitlichen Finger zur Seite. Von diesen schwindet — historisch gesprochen— erst der I., darauf der V., endlich folgen der IV. und II. Finger, von letzteren beiden aber nur die Phalangen, während die Metacarpalia und Metatarsalia als

„Griffelbeine" bestehen bleiben. Gegenüber dieser bisherigen Anschauung hat Abel neuerdings (1926) dargelegt, daß — einer früheren Ansicht Ewarts entsprechend — das Griffelbein der recenten Equiden nicht nur das Rudiment des Metapodiale, sondern auch die aller drei ursprünglich freien Phalangen umfaßt. Das „Griffelbeinköpfchen", also das verdickte Ende der Griffelbeine, stellt das Rudiment der bei den tertiären Vorläufern nach hinten abstehenden Hufphalange dar. Das wiederholt wahrgenommene und als Atavismus gedeutete Auftreten freier Seitenfinger beim recenten Pferde ist also eine normale Erscheinung insofern, als die meist unterdrückte Anlage noch zur Ausbildung kommt. Jüngsthin hat Drahn diese Auffassung abermals bestritten. Er hält sie auch für unnötig, da das, was sie beweisen will, allerdings in ganz anderer Form in der Frühontogenese des heutigen Pferdes immer wieder vorkommt als Anlage eines Phalangenblastems am Distalende der Griffelbeine.

Es haben also die Tapire vorn 4, hinten 3 Finger; Rhinoceros vorn und hinten 3; die Equiden nur einen, nebst Resten vom II. und IV. Hand in Hand mit dieser Reduktion wird die Stellung des III. Fingers eine steilere, wird die Nagelphalanx breiter und kräftiger, nimmt die Hufbekleidung mehr ihren oben skizzierten, spezialisierten Charakter an, nimmt andererseits auch die Ulna ab, so daß sie bei den Equiden, in ihrem Mittelstück stark verkümmert, mit dem Radius verwächst und ihr distales Ende als Teil der carpalen Gelenkfläche des Radius erscheint. Nach Drahn (1922) in der Weise, daß dieser Ulna-Rest die Gelenkfläche liefert für das Pisiforme, Triquetrum und einen kleinen Teil des Lunatum sowie einen anschließenden geringfügigen Bezirk des Epicondylus lateralis radii. Nur ausnahmsweise erhält sich die Ulna in voller Länge (Fig. 439).

Fig. 440. Talus von + Palaeotherium. *cb* Gelenkfläche für Cuboid; *cc* für Calcaneus; *n* für Naviculare; *t* für Tibia.

Im Carpus haben Rhinoceros und Tapir noch die gewöhnlichen acht Knochenstücke, nur in der oben (S. 413) angedeuteten Weise verschoben; bei den Equiden verkümmert aber meist in der distalen Carpalreihe das Trapezium und ist das Trapezoid hinter das große Capitatum verschoben.

In der hinteren Extremität sind die Beckenhälften lang gestreckt, die Darmbeinkämme breit und wulstig, die Symphyse, die im höheren Alter verknöchert, lang; sie wird durch die Pubes und Ischia gebildet.

Am stämmigen Femur ist der Gelenkkopf nicht durch eine Einschnürung abgesetzt; ein Trochanter tertius charakterisiert die Perissodactyla.

Eine Artikulation der Fibula mit dem Calcaneus fehlt den Perissodactyla, mit Ausnahme von + Lophiodon und den + Titanotheriidae. Bei Rhinoceros und Tapir ist die Fibula nur insoweit reduziert, als sie, verglichen mit der Tibia, ein schlanker Knochen ist; bei den Equiden ist aber nur ihr proximales Stück als griffelförmiges Rudiment vorhanden, ihr Distalende dagegen mit der Tibia verschmolzen, deren Malleolus externus darstellend. Die gewöhnlichen 7 Tarsalknochen treten auf, doch kann bei Equiden Verschmelzung des kleinen Ento- und Mesocuneiforme eintreten. Im Gegensatz zu den Artiodactyla hat der Talus (Fig. 440) neben der großen talonavikularen Gelenkfläche nur eine kleine Gelenkfläche für das Cuboid. Auch hat er nur e i n e Gelenkrolle; die proximale für die Tibia ist bei den Pferden tief ausgehöhlt. Bezüglich der Zehen gilt das oben Gesagte. Nur sei noch

folgendes hinzugefügt. Bei den digitigraden Perissodactyla hatte das distale Ende der Metapodien nur in der ventralen Zirkumferenz des Gelenkes einen medianen Gelenkkiel (I, Fig. 101), bei unguligraden (Pferd z. B.) in der ganzen Zirkumferenz. Ersterem Zustand entspricht auf der proximalen Gelenkfläche der ersten Phalanx nur an deren ventralen Seite eine mediane Furche, letzterem eine mediane Grube quer über die ganze Zirkumferenz der Gelenkfläche.

Wie bekannt, ist das Gehirn der Perissodactyla im Verhältnis zum Körper sehr klein. Bei Pferden variiert es erheblich nach der Rasse und dem weit auseinander gehenden Körpergewicht. Als Mittelzahlen gibt Martin das Verhältnis zum Körpergewicht als $^1/_{563}$ bis $^1/_{800}$ an, beim erwachsenen Tapirus terrestris bestimmte ich es gar nur auf $^1/_{947}$. Dies ist wichtig, wenn wir im Auge behalten, daß der Tapir gerade zu den ältesten lebenden Säugern gehört, der sich vom Miocän ab kaum wesentlich verändert hat und damit ein Bild gibt vom Gehirn eines miocänen Ungulaten. Die kurzen, nach hinten zu nur wenig verbreiterten Großhirnhemisphären lassen das

Fig. 441. Schädel von Rhinoceros sondaicus. Nach Paulli. Die pneumatischen Räume sind durch dunkle Tönung angedeutet.

Cerebellum unbedeckt, das unsymmetrisch gewunden ist. Eine deutliche Fissura Sylvii, welche die Insula Reili unbedeckt läßt, wird von 3 bis 4 Windungen unregelmäßig bogig umzogen (I, Fig. 127). Die dorsalste grenzt an die Fissura longitudinalis medialis und heißt daher die marginale (oder sagittale). An sie grenzt ventralwärts die laterale oder, falls diese fehlt, sofort die suprasylvische, darauf die sylvische, geschieden durch den Sulcus suprasylvius und eventuell lateralis. Das Rhinencephalon ist stets sehr gut entwickelt und durch die Fissurae rhinales deutlich abgegrenzt. Es liegt beim Pferd unter dem Mantel der Hemisphären; seine seitlich ganz unbedeckte Lage bei Tapir deutet auf den primitiven Bau dieses Gehirns.

Dem makrosmatischen Gehirn entspricht das hochausgebildete periphere Geruchsorgan. Nach Paulli hat das Pferd 6 Endoturbinalia mit 6 Riechwülsten; durch Spaltung entstehen daraus bei Rhinoceros 6, bei Tapirus 7 Endoturbinalia mit 8 Riechwülsten. Die Zahl der Ectoturbinalia beträgt aber 12 bei Tapirus terrestris, 20 bei Rhinoceros sondaicus und gar 31 beim Pferd. Pneumatisierung der Ethmoturbinalia, namentlich des langen eingerollten Nasoturbinale, kann eintreten. Sie hat statt von den pneumatischen Kopfhöhlen aus. Diese erreichen ihr Maximum bei Rhinoceros; denn außer den pneumatischen Höhlen, die beim Pferd von der Kieferhöhle (Sinus maxillaris) aus in das Frontale und Präsphenoid reichen,

erstrecken sich bei Rhinoceros solche Höhlen bis ins Parietale, Occipitale und Squamosum usw., so daß nur wenige Knochen ohne diese sind, und ähnlich wie beim Elefanten — nur in geringerem Maße — die Schädelhöhle von lufthaltigen Knochen umgeben wird (Fig. 441). Dies ist aber ein moderner Charakter, da pneumatische Ausdehnung der Diploe bei fossilen Vorfahren wie +Teleoceras fossiger aus dem Obermiocän durchaus fehlt [Osborn]. Sämtliche Höhlen gehen von der Nasenhöhle aus. Das Maxilloturbinale ist doppelt eingerollt, jedoch ungleich und teilweise gefaltet.

Vom Pferde ist bekannt, daß das Jacobsonsche Organ und die Stensonsche Nasendrüse eine hohe Ausbildung erreichen. Ersteres liegt im Knorpel der Jacobsonschen Röhre (Cartilago vomero-nasale), die längs dem Knorpel der Nasenscheidewand nach hinten verläuft und in den unteren Nasengang mündet, vorn aber an den Stensonschen Knorpel anschließt, der die Foramina incisiva (Gaumenspalte) füllt und bis in die Gaumenfläche sich ausdehnt. Das Organon vomero-nasale Jacobsoni ist also der Mundhöhle gegenüber geschlossen und kann nach Broman nur als „Spürorgan" funktionieren. An die knorpelige Nasenscheidewand setzen sich vorn die beiden Flügelknorpel (Cartilagines alares) beweglich an. Sie stützen als halbkreisförmige Knorpelplatten die Nasenflügel von innen her, ohne die hohe Beweglichkeit der Haut der Nasenlöcher und deren Erweiterung zu behindern. Letztere wird gefordert, da auch bei schnellstem Atmen, entsprechend der dauernd retrovelaren (intranarialen) Lage der Epiglottis, ausschließlich durch die Nase geatmet wird. Unter „falschem Nasenloch" oder Nasentrompete (Diverticulum nasi) versteht man beim Pferd eine blindsackartige Einstülpung der Haut vom Nasenloche aus in den Raum zwischen Intermaxillare und Nasale. Man läßt diese mit der Nasenhöhle kommunizierende 5—10 cm tiefe Tasche eine Rolle spielen beim Wiehern oder als „Staubfänger". Man sollte eher meinen, daß es eine Einrichtung sei etwa zur Regelung des Luftstromes beim Schnüffeln und Wittern, wenn man beachtet, daß sie in stärkerer Ausbildung beim Rhinoceros, besonders aber beim Tapir vorkommt, wo sie sich, in einer Knorpelkapsel eingeschlossen, weit nach hinten ausdehnt und sackförmig erweitert. Dieser Verlauf widerlegt die etwaige Annahme, daß dieses Gebilde bei genanntem Tiere höherer Ausbildung sich erfreue infolge der Struktur der äußeren Nase, die bei Rhinoceros an die sehr bewegliche prehensile Oberlippe sich anschließt, bei Tapir zusammen mit der Oberlippe zu einem kurzen aber beweglichen Rüssel verlängert ist, an dessen Ende die Nasenlöcher sitzen (I, Fig. 163). Auch bei den Equiden ist die Oberlippe prehensil. Daß das Diverticulum nasi vermutlich auch bei tertiären Equidae weit stärker ausgebildet war, kam oben (S. 636) zur Sprache. Bei ihnen (z. B. +Hippidium, +Onohippidium) reichte die knöcherne Apertura nasalis, im Gegensatz zu modernen Pferden, weit nach hinten und läßt die Vermutung zu, daß sie einen Rüssel besaßen.

Vom Auge ist nur hervorzuheben, daß beim Pferde vom Oberrand der quergestellten Pupille 2—4 dunkelfarbige Knötchen, die Traubenkörner (Granula iridis), als Fortsätze der Chorioidea, herabhängen. Letztere hat ein Tapetum lucidum fibrosum, das als schillernde Lage in der unteren Augenhälfte bis zur Ora serrata reicht. Die gut ausgebildeten Lider haben eine fibröse Augenlidplatte (Tarsus); die Nickhaut einen großen Knorpel und Nickhautdrüsen. Die Tränendrüse liegt beim Pferd dem Orbitalbogen an.

Der Aufbau der Trommelhöhle wurde bereits auf S. 637 behandelt und hervorgehoben, daß nur beim Pferd das Tympanicum einen vollständigen

äußeren knöchernen Gehörgang bildet und daß im Gegensatz hierzu bei einzelnen Rhinoceros-Arten ein solcher vorgetäuscht wird durch Vereinigung der Processus post-glenoideus und post-tympanicum (I, Fig. 49, S. 71). An der Eustachischen Röhre der Perissodactyla fällt die pharyngeale Ausmündung in den Nasenrachenraum durch ihre Größe, als schräger langer Spalt auf; mehr noch dadurch, daß die Schleimhaut der Eustachischen Röhre medial sich zu einem umfangreichen Luftsack ausdehnt. Diese beiderseitigen Diverticula tubae auditivae sind umfangreiche Säcke von etwa 450 ccm Inhalt, die einander in der Medianebene berühren und hier teilweise verwachsen. Sie füllen den Raum zwischen Schädelbasis, Kehlkopf und Wand des Schlundkopfes, die dadurch vorgewölbt wird. Ihre Wand hat im pharyngealen Teil glatte Muskulatur, bei Tapir inseriert sich überdies der Musc. stylo-pharyngeus [Peters] an sie. Unter den vielen Hypothesen über die Funktion dieses eigentümlichen Gebildes, das bei Procavia (Hyrax) ein Homologon hat, besagt die letztgeäußerte von Skoda, daß es sich um einen mechanischen Hilfsapparat beim Schlingakt handele. Es entsteht aber nach Zimmermann (1924) embryonal sehr frühzeitig; nicht erst postnatal als funktionelle Anpassung beim Kauen, Schluckakt usw. Von den Gehörknöchelchen ist der Stapes dreiseitig, mit umfangreichem Kopf; der Hammer erinnert an den der höheren Marsupialia [Doran]. An den knöchernen äußeren Gehörgang schließt sich der knorpelige an, den der „Ringknorpel" und die Ohrmuschel zusammensetzt. Letztere besteht abermals aus mehreren Stücken (I, S. 207), welche die gemeinsame Hautdecke zum äußeren Ohr vereinigt. Muskeln können diese in verschiedene Lage bringen und damit die Form des Ohres ändern, während andere Muskeln dessen Lage in toto beeinflussen.

Das ursprüngliche Gebiß der Perissodactyla bestand aus $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$ bunodonten, brachyodonten Zähnen mit zementloser Krone. Das weite Diastem, das I und P trennt und welches die den ersteren benachbarten, ursprünglich gut entwickelten C enthält, erscheint bereits als enge Lücke angedeutet bei +Euprotogonia und +Phenacodus: Protungulata (Condylarthra), die, wenn sie auch nicht mehr als direkte Vorfahren der Perissodactyla gelten, dann doch auch nach Gregory den ersteren benachbart waren, was die Ähnlichkeit im Gebiß erklären würde. Jedenfalls nahm das Diastem in der Entfaltung unserer Ordnung mit der Verlängerung der Kiefer zu (Fig. 435). Daß es bei den Nashörnern wieder zurückging ist Folge der Rückbildung der Intermaxillaria und ihrer Bezahnung als Folge der Ausbildung der Hörner und der Nasalia, welche letztere deren Fundament liefern.

Oben wurde bereits (S. 416) skizziert, in welcher Weise die sexituberkularen bunodonten Zähne lophodont werden, und zwar zunächst ortholophodont. Diesen Charakter mit seinen 2 Querjochen (Fig. 442), dem Proto- und Metaloph, die in den oberen Backenzähnen fast rechtwinklig auf dem Ectoloph, der „Außenwand", stehen, erhält sich am reinsten bei den Tapiren. Die Zahnkrone ist niedrig, ohne Zement, die Wurzeln früh geschlossen. Auch eine Anzahl heutiger Rhinocerosse hat den Charakter in Hauptsache bewahrt, obwohl Faltung des Emails, wodurch der Sporn (Crochet), Gegensporn (Anticrochet) und Kamm (Crista) entsteht (Fig. 443, VI), bereits eintritt. Sie führte in extremer Entwicklung zur starken Emailfaltung beim plistocänen Elasmotherium (Fig. 444). Analogie mit dem Pferdegebiß äußert sich dann weiter darin, daß die brachyodonte Krone sich zu einer hypselodonten entwickelt, daß Zement sich absetzt auf der Zahnkrone (Fig. 261). Diese drei Prozesse spielen in der Stufenreihe der Pferde in steigen-

dem Maße eine Rolle; sie machen den Zahn zu einem hypselodonten, dessen Krone lange wächst, dessen Wurzel klein bleibt und erst spät sich schließt. An die Außenwand (Ectoloph) — entstanden aus dem vorderen und hinteren Außenhöcker (Para- und Metaconus) — schließt sich das Vorjoch (Protoloph) und das Nachjoch (Metaloph) an; so jedoch, daß sie halbmondförmig gekrümmt und in der Mitte der Zahnkrone verschmolzen, das ursprüngliche vordere und hintere Quertal zur Vorder- und Hintermarke (auch „Kunde" genannt) abschließen. So entsteht ein Zahn, dessen Kaufläche Anklänge bietet an den selenodonten und darum mit Schlosser als „selenolophodont" bezeichnet werden kann. Weitere Komplikation erfährt die Krone dadurch, daß der Protoconus als „Pfeiler des Vorderjochs" mit letzterem als Schmelzhalbinsel durch engen Isthmus verbunden ist. Als „Pfeiler des Hinterjochs" wird der Hypostyl bezeichnet (s. Tab. S. 418), der dem Hinterjoch als Halbinsel anhängt. Vom Cingulum oder der Peripherie der Krone geht außerdem der Parastyl = Eckfalte (vordere Höhenfalte) und der Mesostyl = Mittelfalte (mittlere Höhenfalte) hervor. Erstere verbindet sich von außen mit dem Paraconus,

Fig. 442. Zweiter unterer Molar von Tapirus.

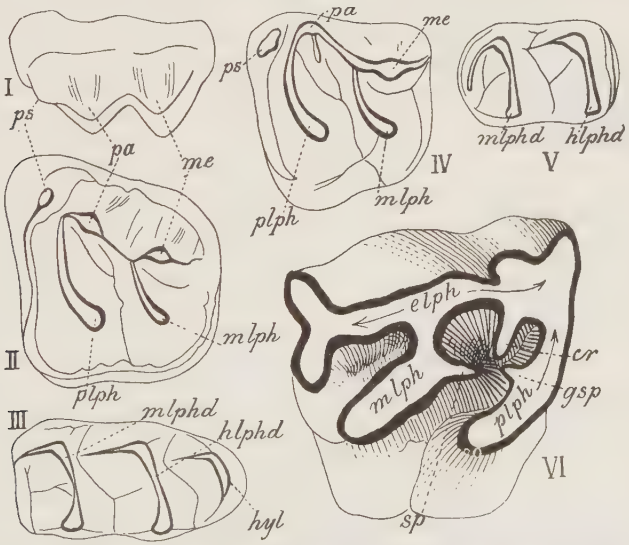


Fig. 443. I und II Oberer Molar von der Seite und der Kaufläche; III unterer Molar von Systemodon (tapiroid); IV oberer, V unterer Molar von Hyrachyus. Nach Osborn. — VI Oberer Molar von Rhinoceros. Nach de Blainville. *cr* Crista; *elph* Ectoloph; *gsp* Gegensporn; *hlphd* Hypolophid; *hyl* Hypoconulid; *me* Metaconus; *mlph* Metaloph; *mlphd* Metalophid; *pa* Paraconus; *plph* Protoloph; *ps* Parastyl; *sp* Sporn.

letztere mit dem Metaconus. Eine weitere Schmelzfalte an der Innenseite des Vorjochs liefert den „Sporn".

Während somit die Tapire, Nashörner und Pferde deutliche Unterschiede in den oberen Molaren darbieten, ist dies im allgemeinen in den Unterkiefer-Molaren weit weniger der Fall. Bei den Tapiren treten nur zwei

Querjoche auf (bilophodont), wozu sich der Hypoconulid (hinterer Innenhöcker) als eine Art kleines „Schlußjoch" hinzugesellen kann. Da bei den Pferden von der Kronenperipherie aus ein Metastylid, als „Mittelschlinge", sowie ein Entostylid und Parastylid sich ausbildet und diese Falten ebenso wie das Metaconid als „Vorderschlinge", das Entoconid als „Hinterschlinge" mit dem kurzen, aber breiten, von vorn nach hinten verlaufenden Vor- und Nachjoch sich verbinden (s. Fig. 443, IV), so erfährt die Krone auch schmelzfaltige Komplikation. Diese genügt aber nicht, das vordere und hintere Quertal zu echten „Marken" abzuschließen. Daher nennt man auch die Vorder- und Hintermarke hier „falsche".

Im Laufe der historischen Entwicklung zeigen die drei hintersten Prämolares, und zwar zunächst der hinterste, Neigung, in Größe zuzunehmen und den Charakter der Molaren anzunehmen und zusammenzurücken, sie werden sogenannt molariform. Im Milchgebiß treten 4 Backenzähne auf, von denen aber der erste, soweit bekannt, nur bei Rhinoceros indicus, Tapir und nach Stehlin bei + Hyracodon und + Lophiotherium gewechselt wird, somit ein Pd_1 ist. Gehört nun bei allen übrigen der erste Backenzahn der zweiten Dentition an, ist er somit ein P^1, der früh durchbrach, da sein Milchvorgänger historisch verloren gegangen war; oder aber ist er Pd^1, der sich bei Hippoidea erhalten kann, meist aber Reduktion erfuhr, einwurzelig wurde und endlich schwand? Am wahrscheinlichsten hat er wohl als früh durchgebrochener P^1 zu gelten. Auch die Canini können rudimentär werden und schließlich ausfallen (weibliche Pferde). Gleichem Lose fallen namentlich die oberen Canini und Incisivi der Nashörner anheim. Bei den beiden afrikanischen Arten Rh. simus und bicornis fehlen überhaupt funktionierende I und C. Über die Incisivi der Pferde vergleiche die Darlegung auf I, S. 242.

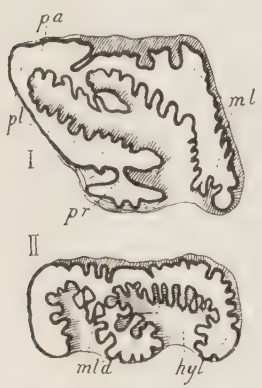


Fig. 444. Elasmotherium sibiricum. Nach F. Brandt. I Oberer Molar; *ml* Metaloph; *pa* Paraconus; *pl* Protoloph; *pr* Protoconus; II unterer Molar; *hyl* Hypolophid; *mld* Metalophid.

Die Lippen sind stets Greiflippen. Beim Tapir ist die Oberlippe aufgenommen in den Rüssel (I, Fig. 163), und das gleiche galt wohl für viele ausgestorbenen Formen auch unter den vorzeitlichen Pferden mit Rüsselbildung. Sie ist geeignet Laub und Zweige abzurupfen. Zu dem Zweck endet die Oberlippe beim Nashorn in eine gebogene fingerförmige Spitze. Nur Rh. (Ceratotherium) simus und + Rh. antiquitatis haben quere breite Lippen, geeignet zum Grasen. Der harte Gaumen zeigt verschieden zahlreiche Gaumenleisten. Eine Papilla incisiva fehlt wohl nur den erwachsenen Pferden [Lönnberg 1910]. Die mit filiformen Papillen bedeckte Zunge hat daneben bei Pferd und Tapir zahlreiche fingerförmige. Von Papillae vallatae findet sich ein Paar beim Pferd, etwa 10 beim Tapir in einer Querreihe und bis über 30 jederseits in einer Gruppe bei Rhinoceros. Bei den beiden ersteren kommen auch Pap. foliatae als Randorgane mit bis zu 10 Furchen vor. Nur das Pferd hat eine „Lytta" von eigener Form als Zungenrückenknorpel im Bindegewebe der Schleimhaut im mittleren Zungendrittel. Sämtliche Speicheldrüsen, namentlich die Parotis, sind gut ausgebildet. Der Magen, der mehr oder weniger retortenförmig ist, zeigt stets an der ösophagealen Seite, die nach links erheblich

ausgedehnt ist, einen umfangreichen Abschnitt, der mit geschichtetem ösophagealem Epithel bedeckt ist. Daran schließt sich, wenigstens bei Tapir und Pferd, eine schmale Cardiadrüsenregion mit geknäulten Drüsen an. Umfangreicher ist die der großen Kurvatur anliegende Fundusdrüsenregion mit Labdrüsen. Am pylorialen Ende endlich liegen die verästelten Pylorusdrüsen. Die Muscularis bildet am Pylorus einen kräftigen Sphincter.

Der Darm zeichnet sich durch seine Länge aus, die beim Pferd für das Jejunum 12 m, für das Ilium 10 m, für das Colon 3,5 m beträgt; namentlich aber durch die Weite des Coecum und des Colon, die ein Fassungsvermögen von 90 l haben [Frank]. Letzteres bildet als Charakteristikum der Perissodactyla in seinem aufsteigenden Teil eine umfangreiche lange Kolonschlinge mit sakkulierter Wandung, deren Schenkel dicht aneinanderliegen. Ähnliche Verhältnisse bieten die anderen Perissodactyla, nur ist das Coecum mit seiner Spitze nicht nach vorn gerichtet wie beim Pferde, und hat beim Tapir eine rundliche, magenartige Form; bei letzterem beträgt die Totallänge des Darmkanals ungefähr 20 m oder mehr. Auffallend ist, daß von den asiatischen Rhinoceros-Arten nur bei Rh. sumatrensis der dünne Darm glatte quere Falten hat, ähnlich den Valvulae conniventes des Menschen; die anderen aber längere oder kürzere Flocken (Villi). Unterschiede bietet auch die Leber dar. Sie besteht stets aus drei größeren Lappen, die sich aber mit Lönnberg auf den Typus von Tapir zurückführen lassen, und zwar auf einen rechten und linken Seitenlappen und zwischen ihnen einen linken und einen peripher gespaltenen rechten Lobus centralis, der auch mit dem rechten Seitenlappen verschmelzen kann. Ein gut entwickelter Lobus caudatus und Spiegelii ist vorhanden; letzterer aber bei einzelnen Rhinoceros-Arten nur ein dünnes Anhängsel. Die Gallenblase fehlt.

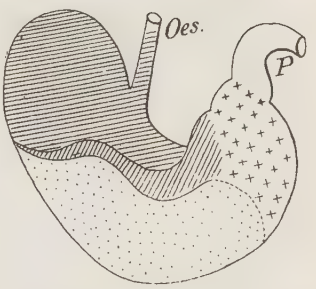


Fig. 445. Schematisierter Medianschnitt durch den Magen des Pferdes. Nach Edelmann (aus Oppel). *Oes* Ösophagus; *P* Pylorus. — Schlundabteilung: querschraffiert; Cardiadrüsenregion: schrägschraffiert; Fundusdrüsenregion: punktiert; Pylorusdrüsenregion: mit Kreuzen.

Der Kehlkopf liegt dauernd intranarial (retrovelar). Unter den Perissodactyla zeichnen sich die Equiden aus durch stärkere Ausbildung der Stimmbänder und ihre Annäherung an die Basis der Epiglottis. An dieser Stelle, oberhalb der Stimmritze, stülpt die Schleimhaut sich bei denPferden zu einer kleinen mittleren „Stimmtasche" aus. Bei Tapir ist sie doppelt und weit umfangreicher. Umgekehrt verhält es sich bezüglich der seitlichen Stimmtaschen (Ventriculi Morgagni), die gleichfalls oberhalb der Stimmbänder nach dem Thyreoid zu sich ausstülpen und bei Pferden weit ausgedehnter sind. Die Lappung der Lungen beschränkt sich höchstens auf eine untiefe Einschneidung in einen vorderen Spitzen- und hinteren Hauptlappen. Außerdem kann der rechte noch einen medialen oder pyramidenförmigen Lappen (Lobus impar) abgeben (Pferd). Bei den Atmungsorganen wurde angemerkt, daß die Angabe, derzufolge bei Tapir wie bei den Elephanten eine Pleurahöhle fehle, nicht stichhaltig ist.

Die Nieren stellen nach Gerhardt den Typus der Recessus-Niere dar, wie wir ihn ähnlich bei einigen Rodentia antreffen. Der Ureter tritt in das kleine

Nierenbecken ein und teilt sich in einen langen oralen und kaudalen Nierengang. Diese Recessus terminales dringen tief in das Nierenparenchym ein und nehmen ohne irgendwelche Papillenbildung die Sammelröhrchen auf. Bei Tapirus besitzt jeder Recessus noch einige Endäste und leitet damit zum Zustand von Rhinoceros, bei dem 4—5 Recessus in die Niere eindringen, deren Oberfläche durch seichte Furchen in eine Anzahl Lappen verteilt wird.

Die weibliche Harnröhre mündet am Eingang der Scheide in dieselbe ein, kurz hinter deren Vorhof. Die Verhältnisse beim Hengst zeigt Bd. I, Fig. 280. Bei letzterem liegen die Testikel in einem echten Scrotum. Sie treten aber erst spät in dasselbe ein und lange Zeit erhält sich die Fähigkeit, dieselben in die Bauchhöhle zurückzuziehen. Als Abnormität kommt dauernder Verbleib einer oder beider Testikel in der Bauchhöhle (Kryptorchidismus) vor. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den anderen Perissodactyla, nur fehlt jede Spur eines Scrotum. Die Testikel liegen ziemlich entfernt vom äußeren Leistenring unter der Haut neben dem Penis und unterhalb der Zitzen. Accessorische Geschlechtsdrüsen sind reichlich vertreten [Oudemans]. Allgemein kommen vor Glandulae vasis deferentis, Gl. vesiculares und Gl. prostaticae. Neben diesen auch noch Gl. urethrales. Die ebenfalls allgemeinen Gl. Cowperi zeichnen sich bei Pferden durch zahlreiche Ausmündungen aus. Der Uterus ist zweihörnig; die Placenta eine diffuse. Vom Pferde ist bekannt, daß anfänglich der Dottersack (Nabelblase) gut ausgebildet ist und durch seine reichliche Vaskularisation es vorübergehend zu einer Dottersacksplacenta bringt. Bald tritt aber Schrumpfung ein und das Allantochorion übernimmt die Rolle der Placenta. Regel ist, daß nur ein Junges geboren wird, dessen Tragezeit beim Pferde 12 Mondsmonate dauert.

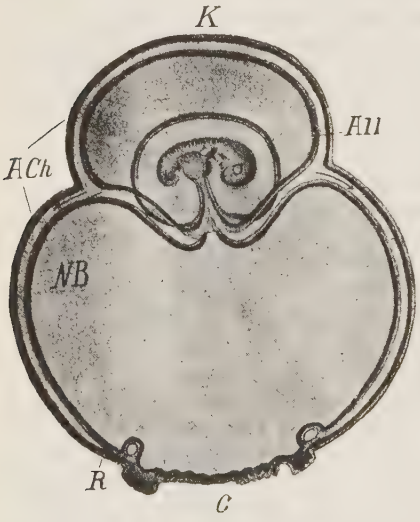


Fig. 446. Schema der Eihäute eines Pferde-Embryos, 28 Tage nach dem Decken. Der Embryo liegt im Amnion. *All* Allantois; *ACh* Amniogenes Chorion mit kuppelförmiger Ausbuchtung *K* oberhalb des Embryo; *NB* Nabelblase; *R* Randzone des Nabelblasenfeldes *C*. Nach Bonnet.

Diagnose. Perissodactyla sind herbivore Ungulata, deren Extremitäten wenigstens hinten unpaarzehig (3 oder 1) sind. Die genealogisch anfängliche Digitigradie wird beibehalten oder macht vollkommener Unguligradie Platz. Dementsprechend ruht das Körpergewicht ausschließlich oder in erster Linie auf dem III. Digitus, durch den die Extremitätenachse geht (Mesaxonie), die ihn in zwei symmetrische Hälften teilt. Der Talus hat nur eine proximale Gelenkrolle; der Calcaneus artikuliert bei den recenten nicht mit der Fibula. Das Femur hat einen Trochanter tertius; 23—22 thoraco-lumbale Wirbel. Die Nasalia sind hinten verbreitert; ein Alisphenoid-

kanal ist vorhanden; das Tympanicum klein, langgestreckt ringförmig, bildet höchstens die laterale Wand der Bulla ossea, die nicht aufgebläht ist und deren mediale Wand aus einem Entotympanicum oder aus dem Petrosum entsteht. Von den Backenzähnen, die eine geschlossene Reihe bilden und entweder lophodont oder selenolophodont sind, gleichen die hinteren Prämolares den Molares und haben wie diese eine quadratische Form. Ein weites Diastem trennt sie von den Canini und den meißel- oder kegelförmigen Incisivi, die hinfällig sein können. Der Magen ist einfach, das Coecum groß und weit; eine Gallenblase fehlt. Die Tuba Eustachii hat eine mediale Aussackung, desgleichen der Vorhof der Nasenhöhle eine laterale nach hinten gerichtete. Die Testikel liegen inguinal, zuweilen skrotal; alle accessorischen Geschlechtsdrüsen sind vorhanden. Im Uterus bicornis entwickelt sich nur ein Junges mit diffuser Placenta. Zwei inguinale Zitzen.

Geographische Verbreitung. Die recenten Perissodactyla sind, mit Ausnahme eines Teiles der Equiden, auf die Tropen und Subtropen beschränkt; ferner auf die Alte Welt, mit Ausschluß der australischen und madagassischen Region; mit einziger Ausnahme einiger Arten von Tapir, die in Zentral- und Süd-Amerika vorkommen. Die zoogeographische Merkwürdigkeit, daß Tapire außerdem nur noch in Tenasserim, Malakka, Sumatra und Borneo angetroffen werden, verliert alles Besondere im Lichte der Paläontologie, die lehrt, daß Tapire früher eine weite Verbreitung hatten im nearktischen und paläarktischen Gebiet. Dies galt auch für die Nashörner, die früher weit verbreitet waren, auch in Europa und Nord-Amerika; sie starben hier aber aus, nachdem sie sich bis zum Diluvium erhalten hatten (s. unten). Die verschiedenen Arten von Rhinoceros, die jetzt in Afrika, Vorder- und Hinterindien und auf den drei Großen Sunda-Inseln leben, erscheinen damit, ebenso wie die Tapire, als Relikten.

Von den wilden Equiden sind die einfarbigen: Hemionus, Pferd und Esel zentralasiatisch und zirkum-mediterran, während die gestreiften Pferde Süd- und Zentral-Afrika bewohnen. Während früher wilde Pferde auch der Neuen Welt angehörten und Nord-Amerika überhaupt wohl die Wiege auch der altweltlichen Equiden war, wurde das domestizierte Pferd in all seinen Rassen durch den Menschen von Europa aus über die ganze Erde verbreitet. Denn auch Süd-Amerika hatte zur Zeit der Entdeckung keine Pferde mehr. Trotz neuerdings erhobener Zweifel besagt die herrschende Ansicht, daß die Flächen Süd-Amerikas, obwohl sie in quaternärer Zeit durch zahlreiche Herden von +Equus rectidens bewohnt wurden, erst wieder mit Pferden bevölkert wurden, welche die Spanier einführten und welche verwilderten. Das Pferd starb in vorhistorischer Zeit aus in den Gegenden, in denen gegenwärtig das eurasiatische Pferd wieder gut leben kann. Die Ursache dieser Geschehnisse ist vorläufig ein Problem. Weiteres Studium der Geschichte der Haustiere muß lehren, ob das hier Vorgetragene richtig ist.

(Tabellarische Übersicht s. S. 650, 651.)

Taxonomie.

Zunächst soll eine Übersicht über die recenten Perissodactyla gegeben werden. Weiterhin sollen dann deren zahlreiche Vorfahren und ausgestor-

bene Verwandte, somit eine vollständige kursorische Übersicht über alle als Perissodactyla aufzufassenden Ungulaten folgen, deren Familien hierunter tabellarisch zusammengestellt sind.

1. Familie: TAPIRIDAE. Dicht behaarte, vereinzelt lebende, mehr oder weniger nächtliche, harmlose Tiere mit abgerundeten Formen. Oberlippe und Nase zu einem beweglichen Rüssel vereinigt; Schwanz sehr kurz. Am seitlich zusammengedrückten, nach hinten erhöhten Schädel sind Orbita und Temporalgrube in weiter Kommunikation; die Processus nasales der Intermaxillaria erreichen die Nasalia nicht. Diese sind kurz, nach hinten stark verbreitert und überdachen in horizontaler Lage die weiten knöchernen Nasenlöcher, die weit nach hinten reichen. Tympanicum klein, einigermaßen ring-

Tabellarische Übersicht der Perissodactyla (nach Osborn, Earle, Scott, Schlosser u. a. zusammengestellt).

Bunoselenodont (Schlosser).	I. *Titanotherioidea*. $I\frac{3}{3}$, $\frac{2}{2}$ oder $\frac{0}{0}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4-3}$ $M\frac{3}{3}$. Zwischen C und P ein kurzes Diastem. Obere M bunoselenodont mit 2 konkaven Außenhöckern und 2 Innenhöckern. Untere M 2 V-förmige Halbmonde (selenolophodont). Schädel verlängert, Orbita und Temporalgrube vereinigt. Nasalia wenigstens bis zur Symphysis intermaxillaris verlängert, mit oder ohne Knochenzapfen. Processus postglenoideus, posttympanicus und paroccipitalis groß. Mit Alisphenoidkanal. Foramen ovale und lacerum anterius weit entfernt. Tympanicum selbständig. Hand mit 4, Fuß mit 3 funktionierenden Digiti. Fibula artikuliert mit Calcaneus. Trochanter tertius.	$I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$, P einfacher als M. Gesichtsschädel länger als Hirnschädel. Processus postorbitalis vorhanden. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Ohne nasale Knochenzapfen.	+ *Palaeosyopidae* 1.
		$I\frac{3}{3}$—$\frac{0}{0}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$, $\frac{3}{3}$ oder $\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$. Hintere P molariform. Kein Processus postorbitalis. Orbita wird allmählich mehr nach vorn verschoben. Desgleichen der paarige Knochenzapfen auf den Nasalia, die dementsprechend kleiner werden. Processus postglenoideus und posttympanicus verbinden sich allmählich. Entsprechend dem Körpergewicht Hand gespreizt.	+ *Titanotheriidae* 2.
Selenolophodont (Schlosser).	II. *Hippoidea*. $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$, $\frac{3}{3}$ oder $\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$. I meißelförmig; C im Diastem zwischen I und P. P_1 ursprünglich von den Backenzähnen getrennt, stets klein und meist hinfällig. Para- und Metaconus bilden Ectoloph (Außenwand). Die oberen Querjoche halbmondförmig gebogen, zum Teil noch Höcker, von der Außenwand scharf abgesetzt. Joche im Unterkiefer halbkreisförmig gebogen. Hand mit 4, 3 oder 1; Fuß mit 3 oder 1 Finger. Processus paroccipitalis, postglenoideus und posttympanicus groß, letztere getrennt. Vom Miocän ab tritt ein Orbitalring auf. Lacrymale groß, Nasalia lang, schmal, ohne Zapfen oder Horn. Calcaneus ohne Gelenkfläche für Fibula.	$I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4},\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$ brachyodont, P einfacher als M; werden allmählich hypselodont, P molariform. Allmählich entwickelt sich weites Diastem, in dessen Mitte C liegt. Orbita erhält allmählich Orbitalring. Höcker der Unterkiefer werden schleifenförmig. Hand 4-, 3- oder 1-zehig, Fuß 3- oder 1-zehig.	*Equidae* 3.
		$I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4},\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$ brachyodont mehrwurzelig, ohne oder mit Zement; P_1, wenn vorhanden, der Backenzahnreihe angeschlossen; zwischen ihm und C ein Diastem. W-förmige Außenwand und schräge Querjoche oben. Innenhöcker der Unterkieferzähne werden meist schleifenförmig. Dreizehig. Orbita hinten offen.	+ *Palaeohippidae* 4.

Orthol ophodont (Schlosser).

III. *Tapiroidea.* $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. I meißelförmig, Diastem zwischen C und P; C mäßig groß. Backenzähne brachyodont, mit Cingulum und Parastyl, ohne Zement; ursprüngliche Höcker bleiben kenntlich, bunolophodont. Para- und Metaconus verbinden sich zu Außenwand (Ectoloph), die sich mit Innenhügel verbindet zu meist geraden Querjochen. P ursprünglich einfacher als M. Untere M bilophodont. Nasalia ursprünglich lang, werden allmählich kurz, frei vorragend. Orbita und Temporalgrube nicht geschieden. Schädel gestreckt. Ulna und Fibula vollständig. Vorn 4, hinten 3 Finger.

- $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ $M\frac{3}{3}$, obere I_3 caniniform; untere verkleinert. P molariform oder einfacher als M. Die oberen M mit konischem, gleichlangem Para- und Metaconus, letzterer nicht abgeflacht. Untere M mit queren oder schrägen Jochen. M_3 mit oder ohne Hypoconulid. Vorn 4, hinten 3 Finger. *Tapiridae* 5.
- $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$, lophodont. Obere M mit verlängertem Paraconus, übrigens von gleicher Größe wie der nach innen gebogene Metaconus. Soweit bekannt vorn 4, hinten 3 Finger (Heptodon, Lophiodon, Helaletes, Colodon). + *Lophiodontidae* 6.

IV. *Rhinocerotoidea.* I und C verschieden nach Zahl und Form. Untere C nur durch enges Diastem geschieden von I, durch weites von P; dieser schließt sich der Backenzahnreihe an. P, namentlich P_3 und P_4, die niemals ausfallen, sind groß, molariform. M^3 wird dreiseitig, meist durch Verschmelzung von Ecto- und Metaloph. M werden früh lophodont (Hyrachyus). Finger V erhält sich lang. Gesichtsschädel meist kürzer als Hirnschädel. Orbita und Temporalgrube in weiter Verbindung. Intermaxillaria werden reduziert und verlieren Verbindung mit Nasalia, schließlich auch unter sich.

- $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{3}$ $M\frac{3}{3}$. I normal, meißelförmig, C incisiviform, atrophiert, aber persistent. M^3 dreiseitig. Ectoloph fließt mit Metaloph, der in gleicher Linie liegt, zusammen. Crista und Gegensporn vorhanden. Processus postglenoideus breit. Hirn- und Gesichtsschädel gleich. Cranium hoch. Hand funktionell tridaktyl, hochbeinig, schnellfüßig; Thorax schmal. + *Hyracodontidae* 7.
- $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$—$\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. I rückgebildet, C hauerartig vergrößert. M^3 subquadratisch, Ectoloph rechtwinkelig auf Metaloph. Gegensporn, keine Crista. Processus postglenoideus breit. Gesichtsschädel verkürzt mit präorbitaler Aushöhlung. Cranium breit, flach. Funktionell tetradaktyl, Füße breit, spreizzehig. Vermutlich amphibiotisch, langsam sich bewegend; Thorax breit. + *Amynodontidae* 8.
- $I\frac{3}{3}$, $\frac{2}{1}$—$\frac{0}{0}$ $C\frac{1-0}{0}$ $P\frac{4-3}{4-3}$ $M\frac{3}{3}$. I und obere C atrophierend, untere C fehlend. M^3 dreiseitig. Ectoloph und Metaloph in derselben Linie. Processus postglenoideus schmal. Gesichts- und Hirnschädel gleich. Kurzbeinig; Hand tetra-tridaktyl, funktionell dreifingerig wie Fuß. Thorax breit. *Rhinocerotidae* 9.

förmig; Processus postglenoideus und posttympanicus berühren sich nicht. 18 Thorakal-, 5 Lumbal-, 6 Sakralwirbel. Vorn 4, hinten 3 Finger, durch Ausfall vorn von Finger I, während II klein ist; hinten von Finger I und V; die Digiti sind mit ovalen Hufen bekleidet (Fig. 434). Gebiß $\frac{3\,1\,4\,3}{3\,1\,3\,3}$. Backenzähne brachyodont, ohne Zement, bilophodont, indem zwei Querjoche auftreten (Fig. 442). P^1 hat Milchvorgänger; P_1 fehlt; I^3 größer als C; I_3

kleiner und hinfälliger, Scrotum fehlt, Testes lang-oval; eine Vena cava superior.

Das einzige Genus Tapirus Briss. mit den Merkmalen der Familie wird zuweilen in zwei Subgenera zerlegt.

A. Tapirella Palmer (Elasmognathus Gill). Das Septum nasale (Mesethmoid) verlängert sich als verknöcherte Platte über die Nasalia hinaus und wird gestützt durch Knochenplatten von den Gaumenfortsätzen der Maxillaria. *T.* (*T.*) *Bairdi* Gill und *Dowi* Gill. Beide von Zentral-Amerika.

B. Bei allen übrigen erstreckt sich die Ossifikation des Mesethmoid nur bis zum Ende der Nasalia; Tapirus s. str. Von diesen leben die einfarbigen *T. terrestris* L. (americanus Briss.) und *T. pinchacus* Roulin in Süd-Amerika von Guiana bis Argentinien, letzterer in den Andes. *T.* (Acrocodia Goldm.) *indicus* Desm.; der Schabrackentapir, Rumpf zwischen den Extremitäten weiß, übrigens schwarz; die größte Art. In Ostasien von Tenasserim über Malakka bis Sumatra und Borneo.

Vom indischen Tapir und von T. terrestris ist bekannt, daß das junge Tier dunkelbraun ist mit gelben, rundlichen oder verlängerten Flecken und Streifen.

2. Familie: Rhinocerotidae. Schwerfällige, herbivore Tiere, mit dicker Haut und spärlicher Behaarung (S. 632), ausgezeichnet durch 1 oder 2 nasale resp. frontale Hörner, aus verhornter Epidermis bestehend. Schwanz mäßig lang mit dünner Endquaste. Schädel verlängert, nach hinten erhöht, stark pneumatisiert. Jede Trennung zwischen Orbita und Temporalgrube fehlt. Tympanicum klein, länglich, ringförmig. Processus postglenoideus und posttympanicus groß, übrigens ihr Verhalten artlich verschieden. Intermaxillaria auch im alveolaren Teil klein, so daß sie einander median meist nicht berühren. Sie sind vollständig von den Nasalia getrennt. Letztere sind kräftig, verschmolzen und überragen die weiten Nasenlöcher. 19 bis 20 Thorakal-, 3 Lumbal-, 4 Sakralwirbel. Die kurzen, stämmigen Extremitäten enden in drei Fingern, indem vorn und hinten Finger I und V nicht entwickelt ist. Die kurzen Hufe schließen an eine gemeinschaftliche, verhornte Sohlenfläche an, der ein elastisches Kissen unterliegt (Fig. 431). Die Backenzähne $P \frac{1-4}{1-4}$ $M \frac{1-3}{1-3}$ sind lophodont, oben mit Ectoloph; gleichartig, mit Ausnahme von P_1, der kleiner ist und früh ausfällt (Fig. 443). Incisivi und Canini unterliegen verschiedengradig der Reduktion; ihre Deutung ist zweifelhaft. Ohren aufgerichtet, in der Nähe des Hinterhauptes, vorspringend. Nieren gelappt. Kein Scrotum.

Das Studium der letzten 60 Jahre hat gelehrt, daß auch auf Grund paläontologischer Erfahrung die fünf lebenden Arten von Rhinoceros L. sich nicht mehr in diesem Sammelgenus vereinigen lassen. Wir unterscheiden mit Gray, Flower, Osborn u. a.

A. Dicerorhinus Gloger (Ceratorhinus Gray). $I\frac{1}{0}$ $C\frac{0}{0}$; der laterale obere und der mediale untere Incisivus fallen meist aus. Backenzähne brachyodont, ohne Zement. Ectoloph der oberen gebogen, mit kräftigem Parastyl. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Nasalia schmal, vorn zugespitzt. Ein nasales, und weit davon entfernt, ein frontales Horn. Ohne Klauendrüse. *D.* (*Rh.*) *sumatrensis* G. Cuv. Die kleinste Art; ist in mancher Hinsicht die primitivste. Sie ist denn auch von allen am dichtesten behaart; die Haut weniger dick, daher die Faltung derselben

auch wenig ausgesprochen; das Hinterhaupt schmal, niedrig. In Borneo, Sumatra, Malakka, Burmah und Assam. Aus letzterem Gebiet als *D.* (*Rh.*) *lasiotis* Scl. beschrieben.

B. Rhinoceros L. s. str. I $\frac{1\,(2)}{1}$ C $\frac{0}{1}$. Processus postglenoideus und posttympanicus verbunden. Nasalia vorn zugespitzt. Ein nasales Horn. Haut dick, in permanente Falten gelegt. Mit Klauendrüse. *Rh. sondaicus* Desm. (javanicus Cuv.). Backenzähne wie bei Rh. sumatrensis. Erstreckt sich von Bengalen über Malakka bis Java. *Rh. unicornis* L. (indicus Cuv.). Backenzähne einigermaßen hypselodont, mit Zementlage auf der Krone; Ectoloph abgeflacht, Parastyl reduziert. Hinterhaupt steil sich erhebend. Diese größere Art ist die nördlichste; gegenwärtig auf Assam, Butan und Nepal beschränkt.

C. Diceros Gray (Atelodus Pomel). Incisivi und Canini hinfällig. Intermaxillaria berühren sich median nicht. Processus postglenoideus und posttympanicus teilweise getrennt. Nasalia vorn rundlich abgeschnitten. Zwei nasale Hörner. Dicke Haut ohne bleibende Falten. Oberlippe mit kurzer, medianer Prominenz. *D.* (*Rh.*) *bicornis* L. Backenzähne brachyodont, aber mit dünner Zementlage. Proto- und Metaloph quer, Ectoloph mit Parastyl. Ganz Afrika von Abessinien bis zum Kap, mit Ausnahme von West-Afrika nördlich vom Kongo.

Ceratotherium Gray. *C. simum* (Burch.). Im Gegensatz zu Diceros ist der Schädel dolichocephal und ragt der Occipitalkamm über die Condylen hinaus; P $\frac{1}{1}$ hinfällig, die Backenzähne hypselodont, mit dicker Zementlage. Proto- und Metaloph schräg. Oberlippe quer geschnitten. Zentral- und Süd-Ost-Afrika, fast ausgerottet, namentlich südlich vom Sambesi.

Die drei asiatischen Arten kennzeichnen sich durch die Bepanzerung der Haut durch Schilde — am wenigsten noch bei der sumatranischen —, die durch Falten unterbrochen werden; durch nur ein Nashorn; durch die verlängerten, vorn zugespitzten Nasalia und durch das immerhin besser entwickelte Frontalgebiß. Demgegenüber unterscheiden sich die beiden afrikanischen durch die mehr uniforme Hautbedeckung mit geringer Faltenbildung, durch zwei Hörner, durch die oblongen Nasalia und das hinfällige Frontalgebiß. Diese beiden unterscheiden sich aber in ihrer Lebensweise so sehr voneinander, daß sie im Steppengebiet Afrikas nebeneinander vorkommen. Dabei ist aber das quermäulige, hypselodonte Ceratotherium durch den Bau seiner Lippen auf das Abweiden von Gräsern und Kräutern angewiesen. Sämtliche andere Arten greifen zum Futter daneben oder ausschließlich Blätter und Zweige mit der fingerförmig verlängerten Oberlippe.

3. Familie: Equidae. Hochbeinige, schnellfüßige, dicht behaarte, in Herden lebende Tiere, mit mäßig langem, verschiedentlich behaartem Schwanz. Schädel in seinem Angesichtsteil verlängert, Orbita durch Orbitalring von der Temporalgrube oberflächlich getrennt. Tympanicum gestreckt ringförmig, bildet kurzen, äußeren Gehörgang. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Intermaxillaria kräftig, ihr Processus nasalis begrenzt seitlich die Nasenlöcher und verbindet sich mit den Nasalia. Letztere sind lang, schmal, hinten wenig verbreitert. 18—19 Thorakal-, 5—6 Lumbal-, 5 bis 6 Sakralwirbel. An den Extremitäten ist nur der 3. Finger ausgebildet und mit einem Huf bekleidet; von den übrigen Zehen sind nur die Metapodien II und IV als Griffelbeine erhalten (Solidungula früherer Autoren). Gebiß: $\frac{3\;1\;3\;(4)\;3}{3\;1\;3\;3}$. Incisivi ausgezeichnet durch Vertiefung, richtiger vertiefte

seitliche Einfaltung, die mit Zement angefüllt und als Marke oder Kunde bekannt ist. Canini beim Weibchen rudimentär. Backenzähne (Fig. 260 u. 435) hypselodont, quadratisch. Krone der oberen P so komplex wie die M und zum Teil größer als diese. P 1 kommt gewöhnlich nur im Oberkiefer zur Entwicklung, bleibt aber klein und fällt früh aus. Beide Außenhöcker bilden im Oberkiefer die „Außenwand" (Ectoloph). Von den gleich großen Innenhöckern verschmilzt je einer mit dem benachbarten Zwischenhöcker zu einem nach rückwärts gekrümmten Querjoch, das anfänglich von der Außenwand getrennt ist (selenolophodont). Dazu kommen weitere Komplikationen durch periphere Styli und Schmelzfaltung (s. oben). Eine Vena cava superior. Nieren ungelappt. Testikel liegen im Scrotum.

Es ist verführerisch, die recenten Equiden in folgender Weise in zwei Hauptgruppen zu zerlegen:

A. Equiden mit Kallositäten (Kastanien) oberhalb des Carpal- und unterhalb des Tarsalgelenkes; die langen Haare des Schwanzes beginnen an dessen Wurzel. Ohren kurz, Hufe breit. Equus L. s. str.

B. Kallositäten nur an den Vorderextremitäten. Die langen Haare beginnen erst halbwegs am Schwanze, Ohren meist lang, Hufe schmal, hoch. Asinus Gray: Höchstens mit medianem Rückenstreif und Schulterstreif. Hippotigris H. Sm.: Wenigstens Kopf, Hals und Vorderrumpf mit dunklen Bändern.

Diese Einteilung hält aber, namentlich gegenüber osteologischen Merkmalen, nicht stand, da einmal auch beim „Pferd" zuweilen die hinteren Kallositäten fehlen können. Ferner bildet Hippotigris durchaus keine Einheit und endlich würden unter Asinus Tiere fallen, die dem Pferd, Equus, weit näher stehen als den echten Eseln, Asinus.

Es empfiehlt sich daher, z. B. mit Lydekker, 4 Subgenera von Equus L. anzunehmen:

I. Kopf, Hals und Rumpf ohne Streifen.

a) Equus s. str. Hufe, namentlich die Vorderhufe, breit; die tarsalen Kastanien können fehlen. Schwanz von der Wurzel ab lang behaart. Foramen infraorbitale dem Oberrand des Nasale weit näher als dem Kieferrand. Nasalia grenzen mit bogigem Hinterrand an Frontalia. Eine sogenannte Pferdefalte neben dem Innenpfeiler (Protocon). Eurasiatisch.

b) Asinus. Hufe schmal, hoch; Ohren sehr lang und schmal; nur carpale Kastanien. Quastenschwanz, da die langen Haare erst halbwegs am Schwanz beginnen. Foramen infraorbitale ungefähr in der Mitte zwischen Kieferrand und Oberrand des Nasale. Nasalia grenzen mit abgestutztem Hinterrand an Frontalia. Eine Pferdefalte fehlt. Äthiopisch.

II. Kopf, Hals, meist auch Rumpf und Beine schwarz und weiß gestreift. Nur carpale Kastanien, Schwanz mit Endquaste.

a) Dolichohippus. Hufe breit; Ohren breit, von innen dichtbehaart; Querstreifen zahlreich und schmal. Schädel dolichocephal, stark verlängert im rostralen und occipitalen Teil. Diastem gleich der Länge der 4 letzten Backenzahn-Alveolen. Facialer Teil des Lacrymale groß, $\frac{1}{3}$ seines Orbitalrandes reicht hinter Nasale. Äthiopisch.

b) Hippotigris. Hufe schmal; Ohren schmal, von innen dünnbehaart. Querstreifen breiter und weniger zahlreich, können auf dem Rumpf fehlen. Schädel brachycephal. Lacrymale kleiner, reicht nicht über Nasale hinaus. Äthiopisch.

Diese Einteilung hat nur deskriptiven Wert und auch das nur in beschränktem Maße, da z. B. Lönnberg mit Recht hervorhebt, daß Onager und damit die asiatischen Halbesel, die wir Equus s. str. zurechnen, ebensogut wie Asinus Anrecht haben auf eine eigene Stellung, es sei denn, daß man alle Equiden in dem einzigen Genus Equus vereinigen will, so lange man über ihren phylogenetischen Zusammenhang nicht besser aufgeklärt ist.

Innerhalb Equus s. str. können wir Stämme unterscheiden: A mit 4 Kastanien; Vorderhuf sehr breit; Vorderseite der Vorderbeine in hellgefärbten Individuen meist schwarz. Abstand des Vorderrandes des Foramen occipitale vom Vomerausschnitt größer als von da zum Hinterrand des knöchernen Gaumens (im Gegensatz zum umgekehrten Verhalten beim Esel). Diesem Stamm gehört zunächst an: das Hauspferd, *E. caballus* L. Mit langer, hängender Mähnen, Haarschopf und bis zur Wurzel langbehaartem Schwanz. Normaliter ohne Schulter- und Dorsalstreifen. In zahlreichen Rassen kultiviert, deren Extreme: Pony und Karrenpferd um die doppelte Größe sich unterscheiden können; durch Zutun des Menschen über die ganze Erde verbreitet und hier und da verwildert (Mustangs von Süd-Amerika). Sanson nimmt acht Rassen an; von diesen sind E. caballus germanicus, frisius, belgius und sequanus dolichocephal; asiaticus, africanus, hibernicus, britannicus brachycephal. — Mehr Beifall fand die Einteilung Francks, durch Nehring erweitert, in eine orientalische Grundform (*E. orientalis*), deren Gesichtsschädel mit breiter Stirn zurücktritt gegenüber dem Gehirnschädel. Ihr gehören die arabischen, persischen, russisch-ungarischen Pferde an mit konkavem oder geradem Profil, quadratischen Backenzähnen und einfacherer Schmelzfaltung um die Marken. Es ist das älteste Hauspferd Europas, das mit den Indogermanen nach West-Europa kam. Der occidentalen Grundform (*E. robustus*) gehört dann das Pferd der Alpen (norische), das germanische, flämische Pferd, die Percheronrasse an. Hier überwiegt der schmalstirnige Gesichtsschädel; sein Profil ist häufig konvex (ramsnasig). Backenzähne länger als breit, mit komplizierter Schmelzfaltung um die Marken. Zu diesen langschnauzigen Pferden gehörten auch die plistocänen +*E. mosbachensis* Reich. und +*E. Abeli* Anton. Vermischung beider Grundformen hatte vielfach statt und kompliziert die Frage nach dem Ursprung des Hauspferdes, die jüngsthin (1922) wieder ausführlich durch Antonius behandelt und hier nur flüchtig berührt werden kann.

Offenbar leitet sich dasselbe von wenigstens zwei Wildpferden her. In welcher Weise, ist eine Frage, die neben Zoologie und Paläontologie auch die Archäologie zu beantworten hat[1]). Ob der im Jahre 1876 ausgerottete *Tarpan* aus den südrussischen Steppen hierbei eine Rolle spielte, ist leider nicht mehr zu entscheiden, da Verwilderung sowie Bastardbildung mit Wildpferden nicht ausgeschlossen ist. Der im Jahre 1879 wieder entdeckte *E. przewalski* Poljakoff hat wohl *E. ferus* Pallas zu heißen und ist der zweite recente Vertreter unseres obigen Stammes A. Er ist ein kleines

1) Vgl. z. B. C. Keller, Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1892. A. Ecker, D. europ. Wildpferd u. dessen Beziehungen z. domestizierten Pferd. Globus, 1878, sowie die Schriften von Rütimeyer, Forsyth Major, Wilckens, Noack, Wortman, Nehring, Marie Pavlow, Hilzheimer u. a.

ponyartiges Wildpferd der Mongolei, mit kurzer, aufrechter Mähne, die aber im Frühjahr lang genug ist, um überzuhängen. Nur der Schwanzwurzel fehlen lange Haare, auch fehlt ein Stirnschopf. Der Schädel stimmt mit dem einer mittelgroßen deutschen Ponyrasse fast absolut überein. Die Färbung des E. ferus ändert sich nach dem Standort, stets aber zeigt sich ein dunkler Dorsalstreif, den auch kleinere hellgefärbte Pferderassen zeigen. Zuweilen ein Schulterstreif, wie ihn auch die Esel, aber niemals die Hauspferde haben. Ferner können verwaschene Querbänder an Hand- und Fußgelenk auftreten, wie sie ja auch von mausfarbigen Hauspferden bekannt sind und als Rückschlag nach der ursprünglich gebänderten Zeichnung der Vorfahren gedeutet werden. Antonius sieht in ihm die Quelle der mongolischen Pferde, somit eine dritte Grundform für die Entstehung heutiger Pferde.

B. Als zweiten Stamm von Equus s. str. (s. oben) betrachten wir die asiatischen *Halbesel*. Sie haben die Vorderhufe weniger breit; nur carpale Kastanien; lange Ohren und einen „Quastenschwanz", da die Schwanzwurzel über einen erheblichen Abstand kurzhaarig ist. Oberseite rötlich oder gelblich, Unterseite und Beine weiß, Rückenstreifen, aufrechte Mähne und Schwanzquaste schwarz. Der Schädel weicht erheblich von dem von Asinus ab, dem sie früher untergeordnet wurden, doch ist das Pferdemerkmal, gelegen im Verhältnis der Abstände: Foramen occipitale — Vomerausschnitt — harter Gaumen (s. oben), nicht bei allen vorhanden. Sie zeichnen sich nach Antonius, vor allen Equiden aus durch kurzen Humerus und Femur und lange, schlanke Metapodien.

Unter ihnen ragt durch Größe hervor der Kiang *E. kiang* Moorcr. von den Hochflächen von Tibet, Kaschmir bis Yarkand, von tief rotbrauner Farbe, mit weißer Unterseite und Beinen. Wenig kleiner ist der heller gefärbte Kulan der Kirgisen oder Dschiggetai der Mongolen: *E. hemionus* Pall., der die mongolischen und kirgisischen Steppen bewohnt, ohne aber an einen begrenzten Ort gebunden zu sein, sondern in seinem ausgedehnten, armen Gebiet in Herden bis zu tausend Stück, durch Futtermangel getrieben, regelmäßige Wanderungen macht. Zur eiszeitlichen Steppenzeit drang er mit anderen quartären Steppentieren bis West-Europa vor. Trotz seines erratischen Vorkommens ist sein Wohngebiet groß genug zur Ausbildung lokaler Rassen. An solchen ist namentlich reich der kleinste Halbesel *E. onager* Briss. mit hellerem Farbenkleid als der Kiang. Von Mongolien bis Persien und Syrien; aus dem vorderindischen Wüstengebiet und Persien als *E. onager indicus* Scl., aus der Mongolei als *E. onager castaneus* Lyd., aus Syrien als *E. onager hemippus* Geoffr. beschrieben.

Vom Pferd und Halbesel unterscheiden sich die *Wildesel* Asinus Gray, außer durch die in unserer Einteilung genannten Merkmale, durch die graue Körperfarbe mit Schulter- und Dorsalstreifen, sowie durch die Stimme (Röhren) im Gegensatz zum Wiehern der Pferde und den verwandten Lauten der Halbesel. Man unterscheidet den kleineren, rötlich oder bräunlich grauen nubischen *A. africanus* Fitz. mit hellerer Unterseite und Beinen, mit deutlichem Aalstrich und kurzem Schulterkreuz sowie einigen verwaschenen Querbinden an den Fesseln, von *A. somaliensis* Noack. Letzterer ist größer, seine Färbung intensiver; die Beine stark gestreift; der Aalstrich schmäler oder fehlend, ohne Schulterkreuz. Man betrachtet ersteren als den Stammvater des Hausesels (*E. asinus* L.), der durch Züchtung außerordentlicher Variabilität in Färbung und Größe unterworfen ist. Er erreicht beim schwarzen

Poitou-Esel die Größe eines Karrenpferdes im Gegensatz zum Zwergesel von Vorder-Indien und Ceylon.

Bekanntlich kreuzen sich Pferd und Esel fruchtbar miteinander. Ist die Pferdestute die Mutter, so nennt man den Nackkommen *Maultier; Maulesel* wenn die Eselstute vom Pferdehengst gedeckt wurde. Die Nachkommen beider sind unfruchtbar; nur ausnahmsweise sind Maultiere bis zur 2. Generation fruchtbar aber nur bei Anpaarung mit einer der Stammarten. Die Züchtung, namentlich in Süd-Europa ausgeübt, befaßt sich nicht systematisch mit der Produktion von Mauleseln, wohl aber mit derjenigen der durch Kraft, Zähheit und Sicherheit wertvollen Maultiere. Deren Pferdeähnlichkeit zeigt sich in der Kürze der Ohren, in der Mähne, im Schweif, im breiteren Huf und dem Fehlen der grauen Farbe.

Durch schwarz-weiß gestreiftes Haarkleid unterscheiden sich von den Eseln die in Afrika ehemals von Somaliland bis zum äußersten Süden verbreiteten sogenannten *gestreiften Pferde*, auch als *Zebras* bekannt, die seit dem Pliocän auf Afrika beschränkt sind. Diese Herdentiere, die z. T. Berggegenden, namentlich aber die offenen Ebenen und Steppen bewohnen, sind durch fortgesetzte Jagd sehr dezimiert, teilweise vollständig ausgerottet. Entsprechend ihrer Neigung zur Bildung von Lokalrassen, beschäftigt sich eine ausgedehnte Literatur mit ihnen. In ihr sind über 30 spezifische,

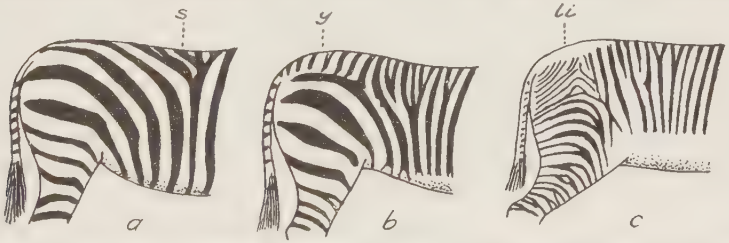


Fig. 447. a Hippotigris quagga chapmani; *s* Sattel. b Hippotigris zebra; *g* Gitterzeichnung auf der Kruppe. c Dolichohippus grevyi; *li* mit weißem Kruppenfeld; nach Griffini.

subspezifische und Varietäten-Namen niedergelegt, aus denen sich 2 Genera und 3 Spezies destillieren lassen. Als primitivste Form darf gelten Dolichohippus Heller (Megacephalon Hilzh. 1912; Ludolphozecora Griffini 1913), dessen generische Merkmale oben genannt wurden. Unter Equiden zeichnet er sich aus durch seinen dolichocephalen Schädel, unter den Zebras durch die zahlreichen, schmalen Streifen, die *D. grevyi* Oust. aus Abyssinien aufweist. Das Füllen fällt auf durch eine allerdings niedrige Fortsetzung der Mähne über den Rücken bis zur Schwanzquaste. Es ist eine durchaus fragliche Hypothese, daß die enge ausgedehnte Streifung von Grévys Zebra die ursprünglichste sei, ebensowenig wissen wir etwas darüber, ob etwa der pliocäne +*E. stenonis*, den Boule als Ahnen der Zebras ansieht, gestreift war. Übrigens gehen die Ansichten über den Wert der merkwürdigen und auffallenden Streifung als Schutzfärbung sehr auseinander. Die verbreitetste Annahme sieht in ihr ein Mittel der „Körperauflösung", indem die Bänderung die Einheit des Körperbildes auflöst und dadurch das Unsichtbarwerden des Trägers in seiner Umgebung fördert. *Hippotigris* H. Sm. umfaßt die übrigen Zebras. Von diesen ist *H. quagga* Gm., dessen ausgedehnte Herden die Ebenen südlich vom Oranje-Fluß bewohnten, ungefähr 1870 ausgerottet. Mit Ausnahme der weißlichen Farbe der Beine, des Bauches und des Schwanzes hatte die im übrigen rotbräunliche Farbe an Kopf und Hals unregelmäßige Streifung. Nordwärts

vom Oranje-Fluß trafen die Buren „Bonte Quaggas" an, d. h. quaggaartige Tiere mit ausgedehnterer Streifung. Entsprechend dem ausgedehnten Wohngebiet bildeten sie zahlreiche Lokalformen, die sich als *H. quagga burchelli* Gray., *chapmani* Lay., *Böhmi* Matsch. und zahlreiche weitere Rassen unterscheiden lassen. Abseits steht *H. zebra* (L.), Bergzebra genannt, da es die Gebirge von Kapland und Südwest-Afrika bewohnt. Es unterscheidet sich durch mehr eselartige Gestalt; enge, hohe Hufe; kleine Schwanzquaste; größere Kastanien; Kehlgegend mit kleiner Wamme; intensivere Streifung bis zu den Hufen und regelmäßige Anordnung derselben in kurzen Querbändern auf dem Hinterrücken (Fig. 447).

Vorgeschichte der Perissodactyla.

Bei dem Reichtum ausgestorbener Formen, worunter ganze Familien, die keine direkten Nachkommen hinterließen, muß die Vorgeschichte ausführlicher behandelt werden, als dies bei den bisher behandelten Ordnungen geschah. Am übersichtlichsten wird dies in derselben Weise geschehen können, in welcher bisher die Taxonomie der recenten Formen besprochen wurde. Hierbei sei auf die synoptische Tabelle auf S. 626 und 650 verwiesen. Des weiteren wird es aber nötig sein, uns nicht zu begnügen mit der oben gegebenen Diagnose der recenten Perissodactyla, sondern im Hinblick auf das paläontologische Material vorgreifend die Merkmale hervorzuheben, welche ursprünglich dem Phylum der Perissodactyla eigen waren. Durch Studium der ältesten aber unzweifelhaften Perissodactyla kommen wir dabei mit Gregory zu folgendem Ergebnis, das Ausblicke und Vergleiche gestattet mit den +Protungulata (+Condylarthra), welche, wie die obige Behandlung durch Prof. Abel uns zeigte, in die Vorfahrenreihe der primitiven Perissodactyla gehören. Letztere waren kleine Tiere, in deren Gebiß: $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ die I meist in querer, geschlossener Reihe geordnet waren, mit meißelförmiger, vorn konvexer, hinten flacher Krone; C kräftig; Bau der Backenzähne nach dem Typus der condylarthren Phenacodontidae, namentlich die unteren; von den oberen der 4. P trituberkulär, $P_{\overline{3}}$ einfacher, $P_{\overline{2}}$ komprimiert, $P_{\overline{1}}$ konisch; die M quadri- bis sexituberkulär, später lophodont oder selenolophodont. Der Schädel mäßig dolichocephal, mit breiter Stirn, höchstens geringem Sagittalkamm (ausgenommen +Palaeosyops), postorbitaler Einschnürung, was auf geringere Ausbildung des frontalen Gehirns hinweist, das übrigens umfangreicher war als bei +Protungulata. Die Bulla tympani war wohl anfänglich häutig. Den Gehirnschädel übertraf der umfangreiche Gesichtsteil. Die Orbita, abgesehen vom kleinen Proc. postorbitalis, war in weiter Verbindung mit der Temporalgrube; der Jochbogen, mit Ausnahme von +Palaeosyops, schlank; das Lacrymale mit kleinem facialen Teil und orbitalem oder marginalem Foramen lacrymale; Nasalia meist vorspringend. Mandibula mit großem Ramus ascendens und Proc. coronoideus; ihr Gelenk ginglymisch. Es weist, wie das Gebiß, vorwiegend auf weiche vegetabilische Nahrung, der aber Animalovorie, etwa wie bei manchen Suidae, nicht fremd war. Die ursprüngliche Zahl der 19—20 Dorsolumbalwirbel macht meist einer höheren Zahl Platz. Die Ausbildung des schnellen Laufes forderte kielförmigen Thorax und Streckung der Glieder. Die Scapula wurde dabei schmal, der Humerus verlor sein Foramen entepicondyloideum, die Hand wurde schmal mit alternierender (diplarthraler) Anordnung der Carpalia (S. 414) und be-

kannter Reduktion der Zahl der Finger, anfänglich auf 4, schließlich bis auf den einzigen III., unter gleichzeitiger Rückbildung bis Schwund des Radius und Verlegung der Extremitätenachse durch den 3. Finger. Mit Matthew (1917) können wir sagen, daß kein bekannter Perissodaktyle einen Pollex besaß. Die hinteren Extremitäten unterlagen, nur in schnellerem Tempo, gleicher Umbildung. Ihr Talus zeichnet sich aus durch geringe Wölbung seines Caput, durch eine geknickte distale Gelenkfläche für das Naviculare und für das Cuboid, sowie eine sekundäre distale für den Calcaneus. Erlangte gegenüber diesem grazileren Extremitätenbau der Körper wieder bedeutendes Gewicht wie bei Titanotheriidae und Rhinocerotidae, so erhielten die wiederum gespreizten Finger und die wieder breit gewordene Hand- und Fußwurzel als sekundären Erwerb ein elastisches Sohlenkissen zum Tragen der Körperlast. Vergleichung mit den + Phenacodontidae lehrt, daß man nicht mehr, wie man früher meinte, berechtigt ist, von denselben die Perissodactyla durch + Hyracotherium direkt abzuleiten. Wohl aber sind ihre blutsverwandtschaftlichen Beziehungen so enge, daß vermutlich beide einen gemeinschaftlichen kretazeischen Ahnen hatten, von dem ein Zweig durch Ausbildung der Mesaxonie, Verlust von Pollex und Hallux, Streckung der Glieder und andere Eigentümlichkeiten schnellen Laufes zu den ausgesprochen herbivoren Perissodactyla führte, welche in den Equidae den Gipfel dieser Spezialisation erreichten.

1. Überfamilie: Tapiroidea.

Die heutigen indischen und südamerikanischen Tapire sind die letzten, auseinandergerissenen Überbleibsel einer langen Reihe von Formen, die sich wahrscheinlich von eocänen Perissodactyla herleiten und gegenwärtig vereinigt werden in der:

1. Familie: Tapiridae.

Bei der Frage nach dem Beginn der genealogischen Linie, die zu den heutigen Tapiren führt, haben wir uns mit Stehlin (1903) der auffälligen Eigentümlichkeit ihres Frontalgebisses zu erinnern. In ihm sind die oberen äußeren I eckzahnartig vergrößert, von diesen sind die weit kleineren C durch eine kleine Lücke getrennt. Im Unterkiefer ist der meißelförmig gebliebene I_3 stark verkleinert, an ihn schließt der C eng an. Dieser Zustand kann sich nur aus einem indifferenten Frontalgebiß entwickelt haben. Damit fallen die + Lophiodontidae außerhalb der Vorfahrenreihe. Dem genannten Verhalten der I und C begegnen wir aber, wenn auch in abgeschwächtem Zustand bei + *Protapirus* Filh., der mit Pr. priscus Filh. im europäischen Oligocän, in mehreren anderen Arten im Untermiocän von Nord-Amerika auftritt. In Europa erscheint der erste Vorfahre der eigentlichen Tapire im Oligocän. In seinen oberen Molaren verbinden sich die Außenhöcker durch eine Außenwand (Ectoloph), nach Art der Tapire; auch nähern sich die Prämolaren deren Bau. Er unterscheidet sich von den übrigen gleichalterigen Perissodactyla dadurch, daß die Prämolaren einfacher bleiben als die Molaren. Die Fußstruktur ist fast ebensoweit gefördert als bei dem recenten *Tapirus* L. Bei diesem Genus sind die drei hinteren P molariform. Es tritt im Miocän auf, ist hier, desgleichen im Pliocän auch in Europa weit verbreitet, im Plistocän aber nur noch in Nord- und Süd-Amerika und Indien. In beiden letzten Regionen erhielt es sich bis heute in den auf S. 652 beschriebenen Arten, somit als unveränderte Tierform seit dem Miocän.

Ältere Vertreter sind aus Europa nicht bekannt. Osborn, Wortman, Earle und andere sind aber der Ansicht, daß sich der Stamm in Nord-Amerika bis ins untere Eocän verfolgen lasse und hier vertreten sei durch +*Systemodon* Cope, von dem reichlichere Reste bewahrt sind, die lehren, daß die obere Zahnreihe nur eine Lücke vor dem großen Caninus für den unteren Caninus darbot. An letzteren schloß sich der einspitzige P_1 an, getrennt von den übrigen Prämolaren, die trigonodont waren. Die oberen Molaren hatten die Außenhöcker durch Querjoche mit den Innenhöckern verbunden. Daran sollen sich anschließen die gleichfalls in ihrer Fußstruktur ungenügend

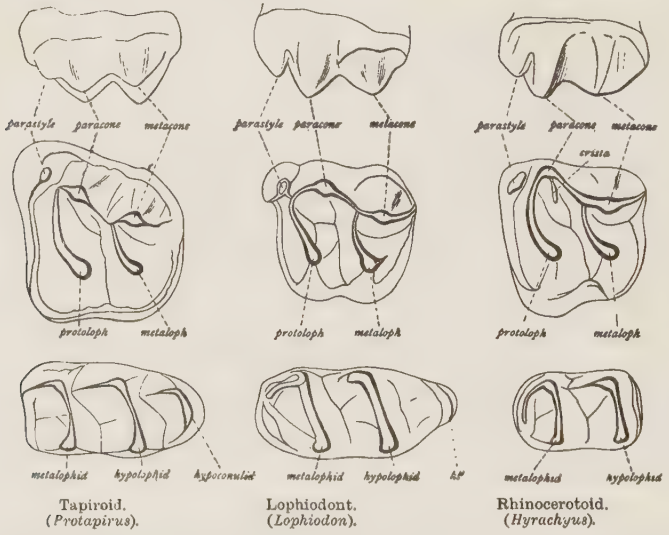


Fig. 448. Vergleich der Molarentypen dreier Perissodactylenstämme: links echte Tapire, in der Mitte Lophiodontiden, rechts Rhinocerotiden. Obere Reihe: Seitenansicht eines oberen M; mittlere Reihe: Kaufläche eines oberen M; untere Reihe: Kaufläche eines unteren M. Nach H. F. Osborn.

bekannten Arten von +*Isectolophus* Scott et Osb. aus dem oberen Eocän Amerikas und Europas.

2. Familie: +Lophiodontidae.

Ein perissodaktyler Stamm, der den Tapiren am nächsten verwandt ist. Das älteste eocäne Genus +*Heptodon* Cope wurde früher zusammen mit den übrigen nordamerikanischen Genera +*Helaletes* Marsh und +*Colodon* Marsh zu den +**Helaletidae** vereinigt. Osborn erkannte dann, daß sie genealogisch mit dem lange bekannten +*Lophiodon* Cuv. als Familie der Lophiodontidae zu vereinigen sind. Dieses von Cuvier entdeckte Genus mit der Zahnformel $\frac{3\,1\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$ und mit einfachen Prämolaren schwankt in seinen zahlreichen Arten in der Größe zwischen Schwein und Rhinoceros. Nach Stehlin steht +*Chasmotherium* Rütim. aus dem Mitteleocän von Frankreich und der Schweiz, mit $\frac{4}{4}$P und im Milchgebiß mit Anklängen an den Rhinocerosstamm, unvermittelt neben +Lophiodon. Sämtliche Lophiodontidae sind nach unserer dermaligen Kenntnis auf das Eocän Europas und Nord-Amerikas beschränkt und stehen in genetischem Zusammenhang mit den Tapiren.

2. Überfamilie: Rhinocerotoidea[1]).

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die Rhinocerotoidea sind wahrscheinlich aus kleinen, sehr primitiven Protungulaten hervorgegangen, die der Gattung +Euprotogonia aus dem Paleocän Nord-Amerikas sehr nahe gestanden haben dürften. Obwohl aus dem Untereocän noch keine Vertreter der Rhinocerotoidea bis jetzt bekannt sind, so muß doch in dieser Zeit die Spaltung derselben in die drei Familien: +Hyracodontidae, +Amynodontidae und Rhinocerotidae erfolgt sein. Wann die beiden anderen, auf Eurasien beschränkt gebliebenen Familien +Elasmotheriidae und +Baluchitheriidae vom Hauptstamme abgezweigt sind, entzieht sich vorläufig noch vollständig einer sicheren Beurteilung. Die +Hyracodontidae und die +Amynodontidae erreichten zwar in Nord-Amerika ihre Hauptentwicklung, sind aber auch aus Eurasien durch einige Vertreter bekannt geworden. Vielleicht ist die Ent-

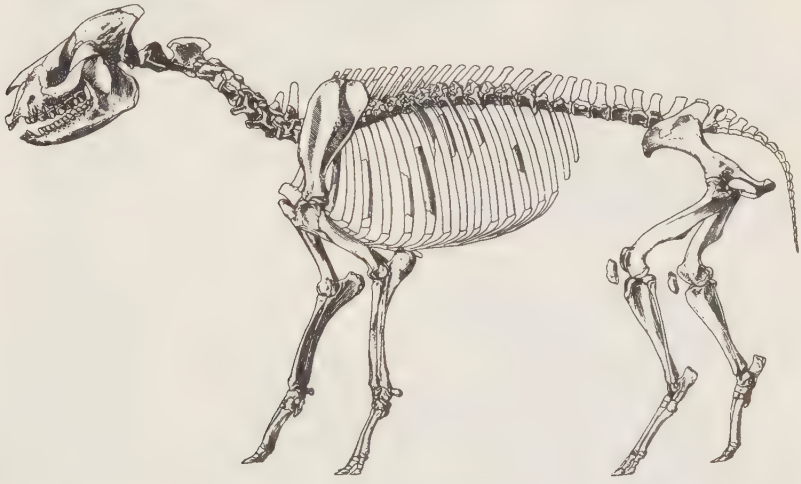


Fig. 449. Rekonstruktion des Skeletes von +Hyracodon nebrascensis aus dem Oligocän (White River-Gruppe) Nord-Amerikas. Nach W. B. Scott.

stehung beider Gruppen in Ostasien erfolgt, woher in den letzten Jahren mehrere wichtige Funde beschrieben worden sind. Die Hauptgruppe der Rhinocerotoidea, die Familie Rhinocerotidae, die einzige heute noch lebende, aber auch bereits im Niedergang befindliche Familie des einstmals weitverbreiteten und artenreichen Stammes, war im Tertiär in Europa, Afrika, Asien und Nord-Amerika verbreitet, hat aber Süd-Amerika niemals erreicht, da zu der Zeit des Aussterbens der Nashörner in Nord-Amerika, das ist im unteren Pliocän, noch keine Landbrücke zwischen Nord- und Süd-Amerika bestand. Im Plistocän lebten die Nashörner in mehreren Arten und Gattungen noch in Europa und Asien, teils als Waldformen, teils als

1) Wir sind Herrn Dr. Otto Sickenberg, Assistent am Paläobiologischen Institut der Universität Wien, sehr zu Dank verpflichtet, daß er uns die Ergebnisse seiner dem Abschlusse nahen monographischen Untersuchungen über fossile Rhinocerotoidea zur Verfügung gestellt hat. Von O. Sickenberg sind die Abschnitte: Fam. Rhinocerotidae, Elasmotheriidae und Fam. Baluchitheriidae (Indricotheriidae).

Steppenformen, wie +Tichorhinus antiquitatis Blum. als Begleiter des +Mammuts. Wie weiter unten dargelegt wird, waren einige Unterfamilien der Rhinocerotidae auf Eurasien und Afrika beschränkt (+Aceratheriinae, Dicerorhinae, Dicerinae, Rhinocerinae), während die anderen Unterfamilien (+Teleocerinae oder +Brachypodinae, +Caenopinae) in Eurasien und in Nord-Amerika nachgewiesen worden sind, aber im letzteren Kontinent eine stärkere Entfaltung erfuhren. Dies alles spricht für einen asiatischen Ursprung der Rhinocerotidae, die von hier aus, zum letztenmal noch im unteren Pliocän, wiederholt nach Nord-Amerika vorgedrungen sind und sich hier zum Teil durch längere Zeiträume behauptet haben.

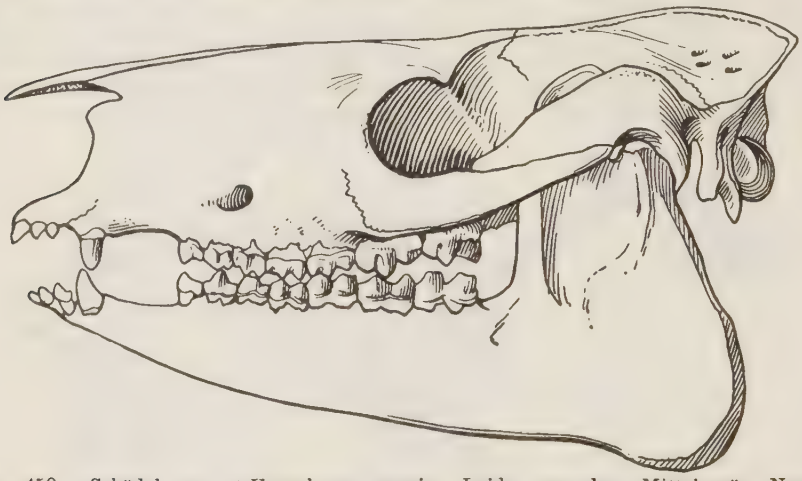


Fig. 450. Schädel von +Hyrachyus agrarius Leidy, aus dem Mitteleocän Nord-Amerikas (Bridger Beds). Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

1. Familie: +Hyracodontidae.

Die wichtigsten und am besten bekannten Vertreter dieser Familie sind zuerst im Alttertiär (Mitteleocän bis Mitteloligocän) Nord-Amerikas bekannt geworden (+*Hyrachyus* Leidy, *Triplopus* Cope und +*Hyracodon* Leidy). Das Gesamtbild der durch fast vollständige Skelete belegten kleinen Nashörner weicht außerordentlich von dem normalen, in der Gegenwart vertretenen Nashorntypus ab und gleicht vielmehr dem Typus der alttertiären Pferde, wie er uns durch den oligocänen +Mesohippus überliefert worden ist. Die nordamerikanischen +Hyracodontiden erscheinen uns als ausgesprochene Lauftypen mit schlank gebauten, hohen Gliedmaßen, und die Reduktion der Seitenfinger und Seitenzehen reiht sich der des Equiden +Mesohippus viel mehr an als an irgendeine der späteren schwergebauten Nashorntypen. Somit erscheinen diese nordamerikanischen Formen als ausgesprochene Trockenlandformen und weichen ebensosehr von dem recenten Nashorntypus wie von dem noch viel plumper gebauten Körpertypus der sumpfbewohnenden +Amynodontiden ab.

Erst in den letzten Jahren sind sehr wichtige Funde fossiler +Hyracodontiden in alttertiären Ablagerungen der Mongolei gemacht worden, die es wahrscheinlich machen, daß das Entstehungszentrum dieser Familie in Ostasien zu suchen ist und daß die nordamerikanischen Gattungen Abkömmlinge der nach dem Osten ausgewanderten +Hyracodontiden dar-

stellen. Einstweilen sind allerdings die ostasiatischen Funde nicht so vollständig wie die nordamerikanischen erhalten, so daß wir zur Charakteristik der Gruppe die nordamerikanischen Gattungen wählen wollen.

Der kurze, in seinen Proportionen ziemlich weitgehend an + Eohippus erinnernde Schädel von + *Hyrachyus* (Fig. 450) ruhte einem kurzen Halse auf und der langgestreckte Rumpf wurde von hohen, vierfingerigen und dreizehigen Gliedmaßen getragen. Ein kurzlebiger Seitenzweig ist durch + *Colonoceras* Marsh repräsentiert, der durch das Vorhandensein von einem Paar schwacher Hornbasen auf den Nasenbeinen gekennzeichnet ist und

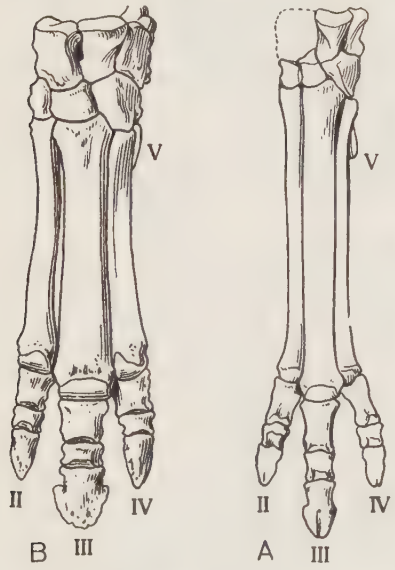


Fig. 451.

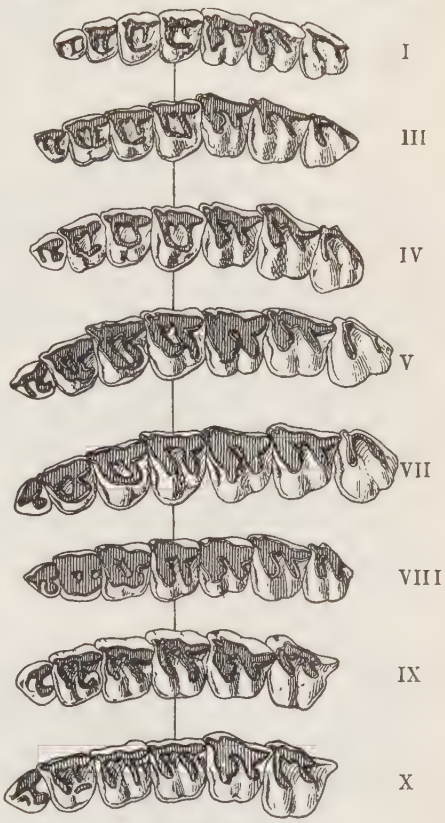


Fig. 452.

Fig. 451. Linke Hand vom Lauftypus der nordamerikanischen Rhinocerosse. A Triplopus cubitalis. Nach Cope. Aus den Upper Bridger Beds. B Hyracodon nebrascensis. White River Beds. Nach W. B. Scott.

Fig. 452. Entwicklungsreihe von Hyracodon nebrascensis Leidy aus dem Oligocän Nord-Amerikas: die permanente Dentition des linken Oberkiefers in $^1/_2$ nat. Gr. Der vierte Prämolar ist in den 8 Figuren durch den durchlaufenden Vertikalstrich bezeichnet. — Fig. I und IX nach E. L. Troxell, III, IV, V, VII, VIII, X nach W. J. Sinclair. (Zusammengestellt von O. Abel.)

dadurch an die + Diceratheriinen erinnert (+ Colonoceras agrestis Marsh aus den mitteleocänen Bridger Beds). Auch bei einer zweiten Gattung (+ *Metahyrachyus* Troxell) aus denselben Schichten von Wyoming sind schwache Andeutungen von paarigen Hornbasen auf den Nasenbeinen zu beobachten, die bei + Hyrachyus und + Hyracodon fehlen. + Hyrachyus umfaßt eine größere Zahl von Arten, die in ihrer Körpergröße zwischen

der eines Fuchses und der eines Tapirs schwankten. Die Gattung ist auf das mittlere und obere Eocän beschränkt.

Der langhalsige +*Hyracodon* Leidy (Fig. 449) hatte schlankere Gliedmaßen als +Hyrachyus und ist daher wohl ein besserer Läufer gewesen. Vorder- und Hinterbeine waren dreifingerig bzw. dreizehig. Das Gebiß war, wie bei allen bisher bekannt gewordenen +Hyracodontiden, vollständig (3. 1. 4. 3 oben und unten). Die C stießen dicht an die kleinen I, während sie von dem ersten P durch ein Diastem getrennt waren. Die Kronenform der oberen Backenzähne entspricht durchaus dem typischen Rhinocerotoidenbau, doch sind die oberen P ursprünglich in der Kronenform von den M verschieden; innerhalb der Formenreihe des +Hyracodon nebrascensis Leidy aus dem Mitteloligocän der Central Great Plains Nord-Amerikas läßt sich die Molarisierung der oberen Prämolaren [Abel, 1926] schrittweise verfolgen (Fig. 452). Die unteren Backenzähne weisen den normalen Perissodaktylentypus mit zwei Querjochen (Halbmonden) auf.

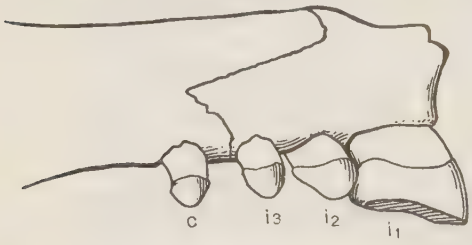


Fig. 453. Vorderende des rechten Oberkiefers von +**Trigonias Osborni**. Nach Lucas. *C* Caninus; *i1*, *i2*, *i3* die 3 Incisivi. Nach W. B. Scott.

Die erfolgreichen Ausgrabungen des Amer. Mus. Nat. Hist. in New York brachten 1923 den Nachweis von dem Auftreten von +Hyracodontiden im Alttertiär der Mongolei. In der wahrscheinlich obereocänen Shara Manha-Formation kamen mehrere Arten einer der nordamerikanischen Gattung +*Prothyracodon* (Uinta Beds, Obereocän) sehr nahestehenden Gattung +*Caenolophus* Matthew et Granger zum Vorschein, nachdem schon früher in der oligocänen Ardyn Obo-Formation Kieferreste eines +Hyracodontiden unter dem Namen +Ardynia praecox M. et Gr. beschrieben worden waren. Reste verwandter Formen wurden auch in der Irdin Manha-Formation in der Mongolei entdeckt. Zuletzt wurde in der eocänen Arshanto-Formation in der Mongolei der Unterkiefer eines +Hyracodontiden beschrieben (+Theilhardia pretiosa M. et Gr., 1926).

Fig. 454. Schädel von Metamynodon planifrons aus dem Oligocän (White River) Nord-Amerikas. Ungefähr $^1/_9$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

2. Familie: +Amynodontidae.

Stellen die +Hyracodontiden einen Zweig des Rhinocerotoidenstammes vor, der weitgehende Anpassungen an das Laufen auf hartem Boden erworben hat, so daß es bei weiterer Spezialisation dieser Gruppe

wahrscheinlich zu einer dem Pferdetypus konvergenten, monodaktylen Type gekommen wäre, wenn dieser Zweig nicht vorzeitig abgestorben wäre, so repräsentieren die Glieder des †Amynodontidenastes ausnahmslos schwere, plumpe, im ganzen weit eher an Flußpferde wie an recente Nashorntypen erinnernde Formen, die von allen Erforschern dieser erloschenen Ungu-

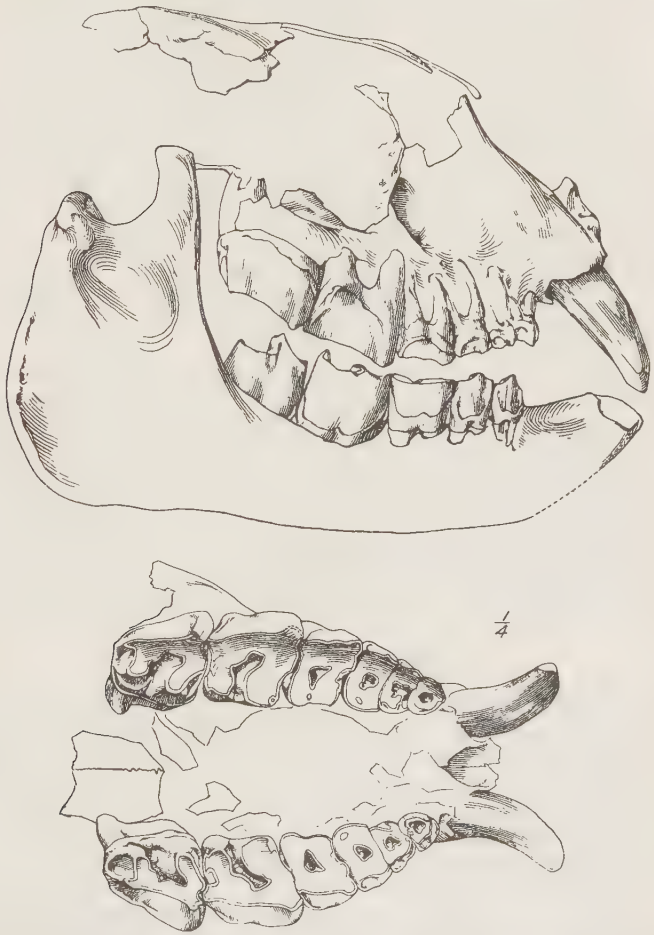


Fig. 455. Oben: Schädelfragment und Unterkiefer von Cadurcotherium ardynense Osborn, von rechts gesehen; unten: Gebiß desselben Stückes von der Kaufläche gesehen. Beide Figuren $^1/_4$ Naturgröße. Oligozän der Mongolei (Ardyn Obo-Formation). Nach H. F. Osborn, 1924.

laten als Sumpfbewohner angesprochen worden sind. Nur von †*Metamynodon* Scott et Osb. ist das Skelet vollständig bekannt, von den übrigen nordamerikanischen und eurasiatischen Vertretern der Familie sind nur vereinzelte Skeletreste und Zähne bekannt geworden.

Im Schädel von † Metamynodon (Fig. 454), der in seiner Gesamtform fast an den Schädel eines Bären erinnert, fallen vor allem die sehr stark entwickelten

oberen und unteren Caninen auf, die dem Vordergebiß fast einen Raubtiercharakter verleihen. Besonders bezeichnend für alle Mitglieder dieser Familie ist die enorme Entwicklung der oberen und unteren Molaren im Gegensatze zu der Kleinheit der Prämolaren. In Verbindung mit den stark seitlich ausladenden Jochbögen gewinnt der Schädel durch diese Gebißproportionen einen ausgesprochenen Raubtiertypus, obwohl die Kauflächen und die Form der Molaren durchaus dem allgemein für die Rhinocerotoidea geltenden Typus entsprechen und beweisen, daß diese Tiere trotz allem herbivor gewesen sein müssen. Die Gliedmaßen waren kurz und sehr stämmig, der Hals stark und kurz. Die Hände von +Metamynodon (Nord-Amerika und ? Ost-Indien) waren vierfingerig, der Fuß dreizehig.

Der Vorläufer des oligocänen +*Metamynodon* Scott et Osborn der White River Beds (Metamynodon Sandstones) der Central Great Plains Nord-Amerikas war +*Amynodon* Marsh aus dem Obereocän von Wyoming (Uinta Beds). Während bei +Metamynodon die Zahl der P im Oberkiefer auf drei, im Unterkiefer auf zwei reduziert erscheint, waren die P bei +Amynodon noch vollzählig und die C noch nicht so stark ausgebildet. Diese Gattung läßt sich bis in das Mitteleocän (Bridger) hinabverfolgen (+*Orthocynodon* Scott et Osborn).

In Europa wird die Familie durch die Gattung +*Cadurcotherium* vertreten, die wir mit Osborn (1898 und später) im Gegensatze zu Troxell (1921) in die gleiche Familie einreihen, mit Rücksicht auf die durchaus analoge Adaptation der Backenzähne. Die Funde sind im Oligocän Frankreichs gemacht worden (+C. Cayluxi Gervais und +C. Nouleti Roman et Jolleaud). Später sind auch im obersten Oligocän der Bugti Hills, Belutschistan, eine Art (+C. indicum Pilgrim) und 1922 auch im Oligocän der Mongolei eine weitere Art (+C. ardynense Osborn, Fig. 455) aufgefunden worden, wodurch die ausgedehnte Verbreitung dieser Tiere bewiesen wird.

3. Familie: **Rhinocerotidae.**

Die Rhinocerotiden selbst scheinen in mehrere, den anderen Familien gleichwertige Gruppen zu zerfallen, doch muß deren Aufstellung einer noch ausstehenden gründlichen Durcharbeitung vorbehalten bleiben. Es wurde vorläufig die alte Einteilung Osborns in die von ihm unterschiedenen Unterfamilien (Phyla) größtenteils beibehalten, jedoch in einigen Punkten modifiziert. Die ursprünglichsten Stämme sind zweifellos die +Caenopinen und +Aceratheriinen, während die anderen Gruppen zum größten Teil erst viel später auftreten und von primitiven Vertretern der einen oder anderen der beiden genannten Stämme höchstwahrscheinlich abgeleitet werden können (ohne daß bis jetzt deutliche Zwischenformen zu unserer Kenntnis gelangten). Die Stammform oder -formen der Rhinocerotiden sind im Verwandtschaftskreis von +Hyrachyus zu suchen und waren im Besitze eines langen unverkürzten Schädels, einer vollständigen Bezahnung in beiden Kiefern mit dreihöckerigen Prämolaren und einfachen Molaren im Oberkiefer und verhältnismäßig schlanken Extremitäten, dreizehig im Hinterfuß, aber mit vier wohlentwickelten Fingern im Vorderfuß. Bei den verschiedenen Stämmen vollzogen sich im Laufe der Entwicklung (veranlaßt durch eine zunehmende Vereinheitlichung der Lebensweise?) unabhängig voneinander gleichsinnige Veränderungen meist reduktiver Natur, deren Folge eine große Zahl von Parallelismen und Konver-

genzen waren, welche die Aufdeckung der natürlichen Zusammenhänge naturgemäß äußerst erschweren. So fallen Greifzahnabschnitt und vordere Prämolaren in verschiedenem Ausmaß einer Reduktion anheim, die sich bis zum völligen Verlust sämtlicher Incisiven, Caninen und der ersten Prämolaren steigern kann. Die oberen P werden durch Abschnürung eines Tetartokons, der in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vom Deuterokon seinen Ursprung nimmt, und durch die Gleichrichtung von Proto- und Metaloph molariform, doch geht dieser Molarisierungsprozeß, wie Abel 1910 nachwies, in verschiedener Reihenfolge vor sich. Gleichzeitig erfuhren die P und M des Oberkiefers durch sekundäre Einfaltungen des Schmelzes eine Komplikation ihrer Gestaltung. Hand in Hand damit erfolgte auch eine Zunahme der Kronenhöhe und, damit verbunden, ein Schwund des Cingulums als Folge der Gewöhnung an kieselsäurereichere Nahrung (Gramineen). Der Schädel erfuhr durch die zunehmende Größe des Gehirns Veränderungen, seine einzelnen Abschnitte wurden im wechselnden Ausmaß verkürzt oder auch wieder sekundär gestreckt. Besonders häufig und bedeutungsvoll ist eine Verkürzung des occipitalen Abschnittes, deren Folge die Überdeckung des Mastoideums und die Annäherung, bzw. Vereinigung des Processus postglenoideus und posttympanicus zu einem falschen äußeren Gehörgang ist (I, S. 71). Die Nasalapertur wird in steigendem Maße nach rückwärts verlegt; es entstehen vielfach Hornbildungen, meist auf der Spitze der Nasenbeine, die ihrerseits wieder einen entsprechenden Umbau des Schädels bedingen. Die Extremitäten werden mit zunehmender Größe der Formen im allgemeinen plumper, die Hand wird durchgehends durch den Verlust des fünften Fingers dreifingerig. Die Geschichte der Rhinocerotiden, wie des gesamten Nashornstammes überhaupt, spielte sich vorwiegend auf asiatischem, nordamerikanischem und europäischem Boden ab, während Afrika eine Einwanderung erst spät, wahrscheinlich im Miocän, erhielt, die außerdem, so viel wir wissen, nur wenige Formen umfaßte.

1. Subfamilie: +Caenopinae.

Die +Caenopinae umfassen in der folgenden Umgrenzung die nordamerikanischen und einen Teil der europäischen Angehörigen des Osbornschen Stammes +**Aceratheriinae,** ferner die nordamerikanischen +**Diceratheriinae.** Charakteristisch für diese Gruppe ist die Reihenfolge der Molarisierung der Prämolaren, die beim P^2 beginnt und, nach rückwärts schreitend, beim P^4 endigt, ein Prozeß, der mit der Wende zwischen Oligocän und Miocän vollzogen erscheint, so daß die miocänen Gattungen +*Menoceras* Troxell und +*Diceratherium* Marsh sich bereits im Besitz von P befinden, die den Molaren nahezu völlig angeglichen sind. Gleichzeitig erreicht auch das Ausmaß der Schmelzfaltenbildung einen zum Teil schon hohen Grad. Der Schädelbau bleibt verhältnismäßig einfach und primitiv, doch kommt es z. B. bei +Menoceras schon zur Bildung eines falschen äußeren Gehörganges, auch fehlen aberrante Schädelformen nicht, wie +Paracaenopus zeigt. Die Schneide- und Eckzähne verfallen bis auf $I^{\frac{1}{1}}$ und $I_{\frac{1}{2}}$, die vergrößert werden, der Reduktion. Im oberen Oligocän treten bei den Männchen der meisten Formen auf der Spitze der Nasenbeine zwei nebeneinanderliegende Hornpolster auf, wie dies namentlich Peterson 1920 nachwies. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Caenopinae, die sich vor allem in Nord-Amerika reich entfalten, wurden in den letzten Jahren durch die Arbeiten von

Peterson, Troxell und Wood geklärt. Nach Wood 1927 lassen sich in Nord-Amerika 3 Reihen unterscheiden, die alle auf +*Eotrigonias* Wood (+E. petersoni W.) zurückgehen, einer Gattung aus dem Mitteleocän (Bridger Beds), die +Hyrachyus noch sehr nahe steht. Die erste führt über +*Caenopus* Cope (+C. mitis C.) zu +*Menoceras* Troxell (+M. Cooki [Peters]) aus dem Miocän, die zweite umfaßt die verschiedenen Arten von +*Subhyracodon* Brandt (+S. Copei, +trigonodus, +occidentalis, +tridactylus) und die amerikanischen +Diceratherien (+D. armatum M.), welche die oberoligocänen und miocänen Formen dieser Reihe repräsentieren. Eine dritte Linie, die im Zahnbau recht primitiv bleibt, führt über +*Trigonias* Lucas (+T. Osborni L., Fig. 453) zu +*Amphicaenopus* Wood und erlischt mit +A. platicephalus (Osb. u. Wortm., Fig. 456) bereits im oberen Oligocän. +*Aphelops* Cope (+A. megalodus C.) geht wahrscheinlich aus dem +Caenopinenstamm hervor, ist aber, entsprechend dem unterpliocänen Alter, bereits hoch spezialisiert. Die Stellung der gleichfalls auf das nordamerikanische Unterpliocän beschränkten Gattung +*Peraceras* Cope (+P. superciliosum C.) ist noch völlig ungeklärt, sie möge aber

Fig. 456. Amphicaenopus platycephalus. Protoceras-Sandstein (Oberoligocän) der Central Great Plains, Nord-Amerika. ca. $^1/_7$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

an dieser Stelle erwähnt werden, bis neue Funde eine sichere Zuteilung erlauben. Bedeutende Verkürzung des Schädels, besonders im Facialteile, Verkümmerung der Prämaxillen und völliger Verlust der I., weite Ausladung der Jochbögen charakterisieren diese Gattung. In Europa und Asien scheinen die +Caenopinen durch eine Anzahl primitiver Formen, die auf das Oligocän beschränkt bleiben, vertreten zu sein, so durch +*Paracaenopus* Breuning (P. Filholi Osb.), +*Epiaceratherium* Abel (E. bolcense A.), vielleicht auch durch +*Meninatherium* Abel (M. Telleri Abel), ohne jedoch eine derartige Bedeutung wie in Nord-Amerika zu erlangen.

2. Subfamilie: +Aceratheriinae.

Die +Aceratheriinae sind eine kleinere Gruppe hornloser Rhinocerotiden, die auf Europa und Asien beschränkt blieben. Die Molarisierung der Prämolaren erfolgt umgekehrt wie bei den +Caenopinen, in der Reihenfolge $P^4 \rightarrow P^3 \rightarrow P^2$. Der Molarenbau bleibt immer einfach, das Stadium der Vierzehigkeit im Vorderfuß wird sehr lange beibehalten, zu einer nennenswerten Hornbildung kommt es nicht. Im oberen und unteren Gebiß wird je ein Paar Schneidezähne beibehalten und vergrößert. Der Schädel bleibt

langgestreckt und schmal. Die +Aceratheriinae scheinen auf kleine primitive Nashörner aus dem Eocän und Oligocän Europas zurückzugehen, die den Gattungen +*Prohyracodon* Koch (+P. orientalis K.) aus dem Eocän Siebenbürgens und +*Eggysodon* Roman (+E. Pomeli R.) angehören. Da nur geringe Reste vorliegen, ist eine sichere Entscheidung schwer zu treffen, zumal die Prämolaren noch durchaus primitiv sind und keine Anzeichen von Molarisierung erkennen lassen. Der erste sichere Vertreter der Gruppe ist +Praeaceratherium minus (Filhol) aus den oligocänen Phosphoriten des Quercy, von dem sich ohne Schwierigkeiten die Gattung +*Protaceratherium* Abel (+P. minutum Cuv.) aus dem Stampien Frankreichs ableiten läßt, aus der wieder die verschiedenen Arten der Gattung +*Aceratherium* Kaup (+A. incisivum K.) hervorgehen, über deren gegenseitige Beziehung aber noch keine Klarheit herrscht. Mit +Aceratherium incisivum Kaup in Europa und +Aceratherium hipparionum Koken in Asien scheint diese Unterfamilie im Unterpliocän erloschen zu sein.

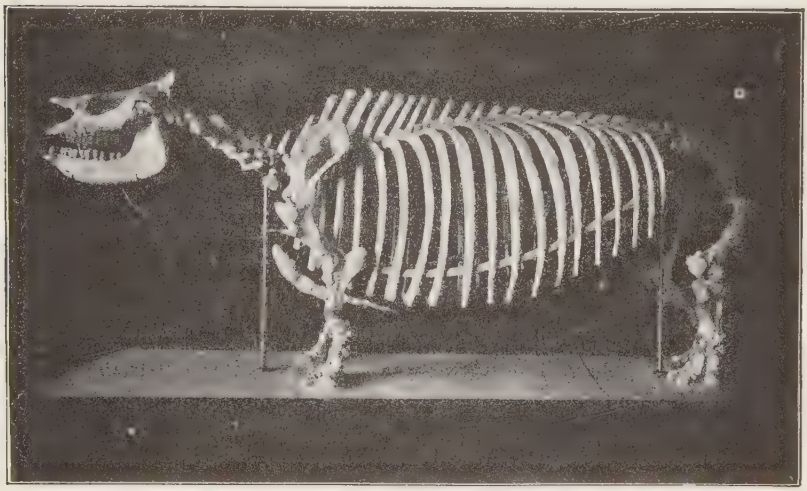


Fig. 457. Skelet eines kurzfüßigen Nashorns, Teleoceras fossiger, aus dem „Sternberg-Steinbruch" in Long Island, Kansas (Unterpliocän), ausgegraben von Wortman 1894. Original im Museum von New York. Nach H. F. Osborn.

3. Subfamilie: +Teleocerinae (Brachypodinae).

Der Ursprung dieser Gruppe ist bei primitiven +Aceratherien zu suchen. Die Kennzeichen sind neben der kräftigen Abschnürung des Protocons und der starken Ausbildung des Crochets vor allem die ausgesprochene Kurzfüßigkeit und die damit in Zusammenhang stehenden Umbildungen der Extremitätenknochen, besonders die charakteristische Formung von Calcaneus und Astragalus, ferner die große Breite der Scapula. Der +Teleocerinenstamm umfaßt drei Gattungen: +*Brachypotherium* Roger aus Europa, Ostindien und Japan (?), +*Chilotherium* Ringström aus Asien und +*Teleoceras* Hatcher aus Nord-Amerika, die im Schädelbau beträchtlich differieren. Der älteste, zugleich auch primitivste Vertreter ist +Bra-

chypotherium aginense (Repelin) aus dem Oberoligocän Frankreichs, der Stammvater der europäischen + Brachypotherien, die mit dem großen, unterpliocänen + Br. Goldfussi (Kaup) ausstarben. Kennzeichnend für die Gattung, die in Asien durch + Br. perimense (Falc. et Cautl.), + Br. planidens (Lyd.) und + Br. (?) pugnator (Matsumoto) vertreten wird, ist die Pneumatisierung des Schädels, dessen Profillinie nach hinten steil aufsteigt, die Vergrößerung von $I^{\frac{1}{1}}$ und $I_{\frac{2}{2}}$ und die Brachyodontie der Zähne. Die Gattung + *Chilotherium* Ringstr. (+ Ch. Anderssoni Ringstr.), deren ältester Vertreter aus dem Obermiocän Indiens stammt (+ Ch. fatehjangense Pilgr.), bewohnte mit zahlreichen einander nahestehenden Formen im Unterpliocän die asiatischen Steppen und bildete eines ihrer wichtigsten Faunenelemente, erreichte aber bei Odessa und auf der Insel Samos ihre westliche Verbreitungsgrenze. Der Schädel bleibt flach, die Frontalregion ist leicht eingesenkt, die Nasalia gerade ohne die geringste Spur eines Hornansatzes; die Prämaxillen sind gänzlich zahnlos geworden und zu dünnen, vertikal stehenden Platten reduziert, im Unterkiefer ist das zweite Schneidezahnpaar zu mächtigen Hauern umgebildet, die Symphyse verbreitert, die Mahlzähne hypsodont. Der Fußbau nähert sich durch die starke Entwicklung der mittleren Zehe bzw. Fingers und die starke Abspreizung der Seitenzehen unter allen Nashörnern am meisten dem der Monodaktylie und ist trotz starker Verkürzung nicht so plump wie bei + *Teleoceras* Hatch. Diese Gattung bleibt auf Nord-Amerika allein beschränkt und ist nur aus dem Obermiocän (+ T. medicornutum Osb.) und Unterpliocän (+ T. fossiger [Cope]) bekannt. Die Brachypodie erreicht hier ihr größtes Ausmaß, der Habitus der Tiere gemahnt noch viel mehr an ein Flußpferd als etwa + Metamynodon. Osborn nimmt auch für + Teleoceras eine aquatische Lebensweise an. Im Gegensatz zu den beiden anderen Gattungen wird die Zahl der P auf $\frac{3}{3}$ reduziert. Die Nasalia sind lateral zusammengepreßt und manchmal im Besitz eines kleinen unpaaren Hornes. Vielleicht stellen einige europäisch-asiatische Formen, die als + Diceratherium (z. B. + D. pleuroceras Duv.) beschrieben wurden, aber mit der amerikanischen Gattung + Diceratherium nichts zu tun haben, eine frühe Abspaltung des + Teleocerinenstammes dar, da gewisse Beziehungen zu bestehen scheinen.

4. Subfamilie: Dicerorhinae.

Als Unterfamilie Dicerorhinae werden eine Anzahl asiatisch-europäischer Nashörner zusammengefaßt, zu denen auch das heute noch lebende Sumatranashorn Dicerorhinus Glog. gehört (D. sumatrensis G. Cuv.). Über den Ursprung dieses Stammes, dessen älteste bekannte Form + D. tagicus Roman aus dem westeuropäischen Untermiocän ist, herrscht noch große Unklarheit. Am wahrscheinlichsten erscheint mir ein Anschluß an primitive, agile + Aceratherien, die sich bald der Grasnahrung zuwandten. Die miocänen Formen (+ D. sansaniensis [Lart.] und + D. simorrensis [Lart.]) weisen natürlich eine Reihe primitiver Merkmale, wie Brachyodontie, starke Entwicklung des Cingulums, Schwäche des Hornansatzes auf, doch sind die Mahlzähne bereits auffallend kompliziert. Ihre Hauptbedeutung erlangt diese Gruppe erst im Pliocän und lebt mit den Endformen + Tichorhinus antiquitatis (Blumenb.) und + Coelodonta Merkii (Jaeg.) im europäisch-asiatischen Wald- und Steppengebiet bis zum Ausgang des Diluviums. Als Kälteanpassung wird hier ein dichtes Wollkleid entwickelt, wie aus Leichenfunden im Bodeneis Sibiriens hervorgeht. Zugleich

erreicht die Komplikation und Hypsodontie der Zähne ihren höchsten Grad. Nach Ringström lassen sich innerhalb der +Dicerorhinae 3 Zweige unterscheiden, von welchen zwei, durch die Gattungen +*Tichorhinus* Brandt und +*Coelodonta* Bronn (z. B. +C. orientalis [Schloss.], +C. etruscus [Falc.]) vertreten, sich durch die stärkste Reduktion der Schneidezähne im Unter- wie im Zwischenkiefer und die starke Verknöcherung der Nasenscheidewand, wenigstens bei den späteren Formen, auszeichnen, jedoch im Schädel- und Zahnbau differieren, während *Dicerorhinus* Gloger, der Vertreter der dritten Reihe, im Besitz von je einem Paar kräftiger oberer und unterer Incisiven ist. Der letzten Gattung gehören das unterpliocäne +D. Schleiermacheri [Kaup] und das recente D. sumatrensis an. Eine vierte generisch bis jetzt noch nicht abgetrennte Gruppe würde dann die primitiven miocänen Formen umfassen, der dann möglicherweise der Rang einer Stammgruppe zukäme.

5. Subfamilie: Dicerinae.

Unvermittelt tauchen im Unterpliocän Europas und Kleinasiens Angehörige eines weiteren Stammes auf, der heute noch in Afrika in Diceros bicornis L. und Ceratotherium simum (Burch.) weiterlebt. Die pliocänen Vertreter +D. pachygnathus (Wagner) und +D. Neumayri (Osb.) schließen sich in jeder Beziehung bereits eng an ihre lebenden Verwandten an und geben über die Herkunft der Unterfamilie keinen weiteren Aufschluß. Wahrscheinlich stellt sie eine oligocäne oder miocäne Abspaltung der Dicerorhinae dar, da die mannigfaltigsten Beziehungen im Skelet- und Zahnbau herrschen.

6. Subfamilie: Rhinocerinae.

Auch über die Verwandtschaftsverhältnisse dieses Stammes läßt sich nichts Sicheres sagen, da die fossilen Formen, die eine Brücke schlagen könnten, kaum von den lebenden abweichen. +Rhinoceros palaeindicus Falc. et Cautl. und +Rhinoceros sivalensis Falc. et Cautl., die Vorfahren von Rh. uniconis L. und Rh. sondaicus Desm. (Monocerhinus javanicus Cuv.) stammen aus den oberen Siwalikschichten (Mittel- und Oberpliocän), die Unterfamilie ist mithin auf Ostindien und Insulindien beschränkt.

4. Familie: +Elasmotheriidae.

Die +Elasmotheriidae sind eine kleine Gruppe der Nashornartigen, die sich in Gebiß- und Schädelbau zum Teil beträchtlich von den übrigen Familien entfernen und ganz isoliert dastehen. Die Zähne sind bis auf zwei bzw. drei Prämolaren und drei Molaren im Ober- und Unterkiefer reduziert. Zu den gewöhnlichen Sekundärfalten der oberen Mahlzähne treten noch zwei weitere, eine Cristella und eine Postcrista, beide vom Ectoloph entspringend. Außerdem wird das Email, besonders an der Innenseite des Protoloph, in viele kleine Falten gelegt, welche Erscheinung man als „Kräuselung" bezeichnen kann, jedoch erst beim stark abgenutzten Zahn deutlich zur Geltung kommt (Fig. 458). Die Unterkieferzähne zeichnen sich dadurch aus, daß der vordere Teil des Metalophid reduziert ist. Die Kronenhöhe ist ganz bedeutend, die Wurzeln kurz und gegen die Pulpa offen, eine deutliche Grenze zwischen Krone und Wurzel kann nicht gezogen werden, die Zementablagerung ist reichlich. Diesen Merkmalen höchster Spezialisa-

tion steht aber die Tatsache gegenüber, daß die Prämolaren des Oberkiefers noch nicht zur Gänze molarisiert, der Deutero- und Tetartokon noch nicht in allen Fällen getrennt sind. Dabei ist der P^4 in bezug auf den Molarisierungsprozeß der fortgeschrittenste, die Reihenfolge also wie bei den + Aceratheriinae. Im Zusammenhang mit der Reduktion des Vordergebisses steht die starke Krümmung der unteren Kante des Unterkiefers. Bis jetzt wurden drei Gattungen bekannt, die Repräsentanten zweier divergierenden Linien, denen die oben geschilderten Eigentümlichkeiten des Zahnbaus gemeinsam sind, die sich aber im Schädelbau scharf unterscheiden. Es sind dies + *Elasmotherium* Fischer (+ E. sibiricum F.) und sein direkter Vorfahre + *Sinotherium* Ringström (+ S. Lagrelii Rgstr.) einerseits, + *Iranotherium* Ringström (+ I. morgani [de Mecquen]) andererseits. Während dort Prämaxillen und Nasalia reduziert sind und die Frontalia sich über den Orbiten zu einer gewaltigen Kuppel aufwölben, welche höchstwahrscheinlich die Basis eines mächtigen Stirnhornes bildete, liegt hier die Nasalapertur ungewöhnlich weit vorn, die Nasenbeine sind kräftig entwickelt und tragen ein mächtiges Horn, während die Frontalia glatt bleiben. Die Oberkanten der Jochbögen besitzen merkwürdige, ziemlich starke Exostosen, deren Bedeutung unklar ist. Was das Alter und die Verbreitung dieser Formen, deren Ursprung bis heute noch ganz ungeklärt ist, anbetrifft, so ist + Sinotherium ein Mitglied der unterpliocänen (?) Hipparionenfauna Chinas, sein Nachkomme + Elasmotherium findet sich in plistocänen Ablagerungen der südrussischen Steppen, kommt aber auch vereinzelt in West-Europa (Rheintal) vor. + Iranotherium wurde bis jetzt nur von einem Fundort, aus dem Unterpliocän von Maragha in Persien, bekannt.

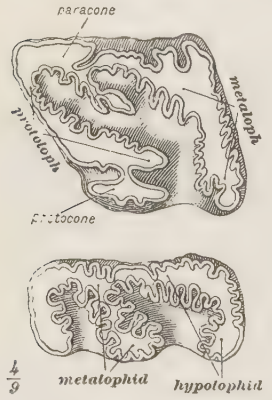
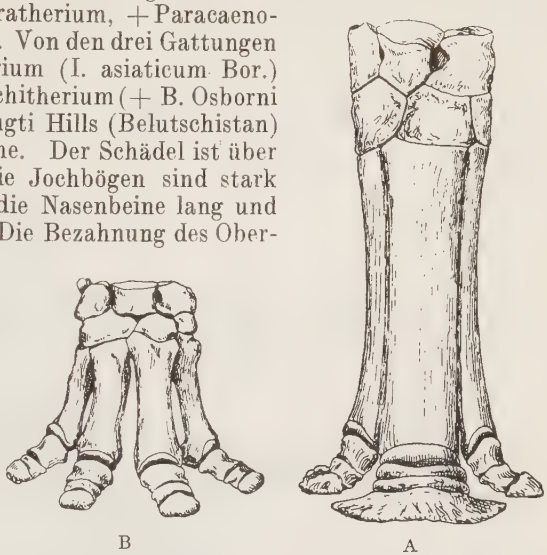


Fig. 458. Oberer und unterer Molar von Elasmotherium sibiricum aus der Eiszeit Sibiriens, 4/9 nat. Gr. Nach A. Gaudry et M. Boule.

5. Familie: + **Baluchitheriidae** (Indricotheriidae).

In den letzten Jahren wurden in verschiedenen Gebieten Asiens aus Schichten oligocänen und miocänen Alters Reste eigenartiger, riesenhafter Nashörner bekannt, deren genauere Kenntnis wir Arbeiten Borissiaks, Forster-Coopers und Osborns verdanken. Eine Reihe gemeinsamer Merkmale trennen diese Formen von den übrigen Rhinocerotiden ab und rechtfertigen ihre Vereinigung zu einer eigenen Familie, die drei Gattungen + *Baluchitherium* Forster-Cooper, + *Indricotherium* Borissiak und + *Paraceratherium* Forster-Cooper umfaßt. So sind die Choanen nicht durch ein Septum geteilt; zu den gewöhnlichen Öffnungen und Durchbrüchen am Schädel treten nach den Angaben Forster-Coopers noch ein paariges For. jugulare, caroticum und postglenoideum. Die Unterkiefer-Symphyse ist nach abwärts gebogen und trägt zwei bzw. vier stoßzahnähnliche Incisiven. Die dreizehigen Extremitäten sind im metapodialen Abschnitt stark aufgerichtet und verlängert, ihre Form und Stellung ist im Zusammenhang mit der riesigen Größe säulenförmig. Der Hals ist, zumindest bei + Baluchitherium und + Indricotherium, langgestreckt, seine Wirbel weisen dementsprechend gewisse equidenähnliche Charaktere auf,

die natürlich nicht auf näherer Verwandtschaft mit den Hippoiden beruhen. Der Zahnbau ist äußerst primitiv und gleicht in überraschender Weise der Bezahnung von +Epiaceratherium, +Paracaenopus und +Amphicaenopus. Von den drei Gattungen stehen sich +Indricotherium (I. asiaticum Bor.) aus Turkestan und +Baluchitherium (+ B. Osborni Forst. Coop.) aus den Bugti Hills (Belutschistan) und der Mongolei sehr nahe. Der Schädel ist über der Stirn aufgetrieben, die Jochbögen sind stark nach aufwärts gebogen, die Nasenbeine lang und nach abwärts gekrümmt. Die Bezahnung des Oberkiefers besteht aus vier P und drei M, zu denen noch ein wohlentwickelter I (I_1) und ein rudimentärer C kommen. Die Angehörigen dieser Gattungen dürften mit einer Schulterhöhe von über 5 m die riesigsten Landsäugetiere sein, die bis jetzt bekannt wurden. Das kleinere +Paraceratherium(+P. bugtiense [Pilgrim]), weicht namentlich durch seinen Schädelbau von seinen Verwandten ab; so fehlt ihm die Auftreibung der Stirnregion, die Joch-



B A

Fig. 459. A Handskelet von Baluchitherium Osborni Forster-Cooper aus den Bugti Beds (Untermiocän) von Churlando in Belutschistan. — Rekonstruktion von Clive Forster-Cooper (1923). B Handskelet von Brontotherium gigas Marsh aus dem Unteroligocän (Titanotherium-Zone) Nord-Amerikas. Nach Clive Forster-Cooper. (Das Tier hatte die Größe eines Elefanten.) Beide Figuren im gleichen Reduktionsverhältnisse: $^1/_{12}$ nat. Gr.

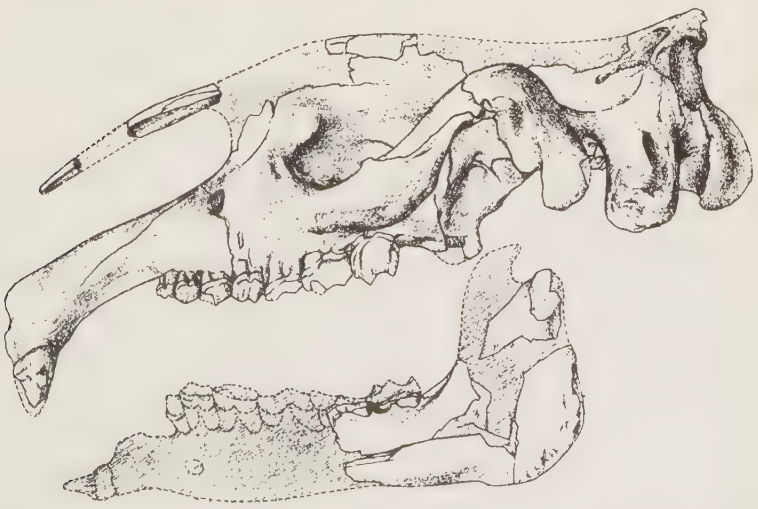


Fig. 460. Baluchitherium Grangeri Osborn aus dem Miocän der Mongolei. Rekonstruktion des Unterkiefers zweifelhaft. Schädellänge: 1,28 m. Nach H. F. Osborn.

bögen sind zart und gestreckt. Im Oberkiefer sitzen neben den Molaren nur 3 P — der Zwischenkiefer ist nicht bekannt —, im Unterkiefer nur ein Paar von Schneidezähnen, nicht deren zwei, wie bei + Indricotherium. Stammformen dieser Familie, deren Angehörige auffallend primitive Züge so merkwürdig mit hoher Spezialisation vereinigen, sind bis jetzt nicht bekannt, doch sind sie aller Wahrscheinlichkeit nach unter primitiven + Caenopiinen oder deren Stammgruppe zu suchen.

3. Überfamilie: Hippoidea.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Seit der Zeit des Erscheinens der ersten Auflage sind unsere Kenntnisse von der Vorgeschichte des Pferdestammes außerordentlich erweitert worden, insbesondere durch die Untersuchungen über die überaus zahl-

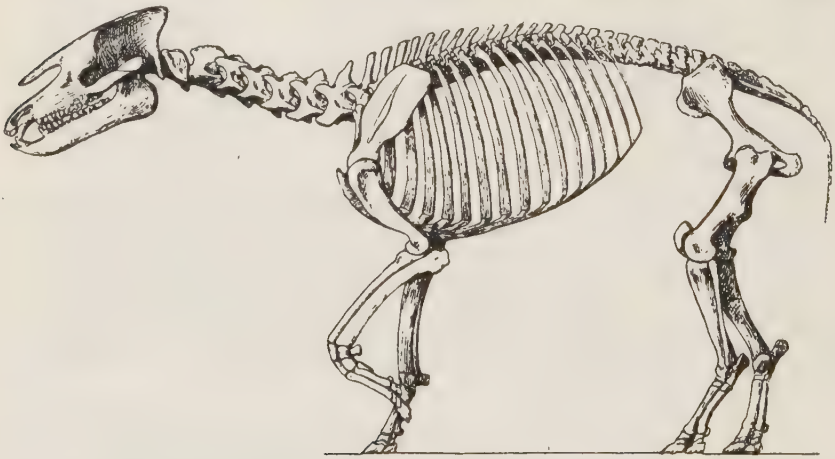


Fig. 461. Rekonstruktion von + Palaeotherium magnum Cuv. Von O. Abel (1923).

reichen Reste tertiärer Equiden auf dem Boden Nord-Amerikas und über plistocäne Equiden aus Europa. Außerdem sind wir heute über die verschiedenen Zweige der alttertiären Hippoidea aus Europa viel besser unterrichtet, so daß das Bild, das die Geschichte der Pferde heute bietet, wesentlich anders ist, als es noch vor 20 Jahren gewesen ist.

Die frühere Ansicht, daß + *Phenacodus* Cope als die Stammform der Hippoidea anzusehen sei, ist nach den Untersuchungen von Osborn, Matthew, Gidley u. a. nicht mehr aufrechtzuhalten. Sicher ist es wohl, daß die Hippoidea in der Stammgruppe der + Protungulata (Condylarthra) wurzeln. Am nächsten kommt den Anforderungen an eine Stammtype die Gattung + *Tetraclaenodon* (= Euprotogonia) aus dem Paleocän Nord-Amerikas (Torrejon Beds). Der Gebißtypus, den wir bei einem Pferdeahnen annehmen müssen, ist übrigens auch bei + Hyopsodus Markmani Abel et Cook aus dem Alttertiär Colorados zu beobachten, so daß diese meist zu den Insectivoren gestellte Gattung, die sich noch bis zum oberen Eocän Nord-Amerikas erhalten hat, der Abzweigungsstelle des Pferdestammes

näherrückt als man früher angenommen hat. Der erste echte Equide ist +*Hyracotherium* aus dem Untereocän Europas und der gleichalterige +Eohippus aus dem Wasatch Nord-Amerikas.

1. Familie: +Palaeohippidae.

Während früher die europäischen und die nordamerikanischen ältesten Vertreter der Hippoidea in einen gewissen Gegensatz gebracht zu werden pflegten, ist dieser durch neuere Untersuchungen, insbesondere durch die von Haupt (1925), sehr abgeschwächt worden, so daß wir heute +*Eohippus* Marsh als einen sehr nahen Verwandten von +*Hyracotherium* Owen ansprechen müssen. Freilich scheint sich schon frühzeitig aus einem gemeinsamen, wahrscheinlich in Zentralasien entstandenen Grundstock des Pferdestammes eine Trennung der eurasiatischen von den nordamerikanischen Formen angebahnt zu haben. Im Alttertiär Europas, besonders aus den Bohnerzen der Schweiz und von anderen Fundorten Süddeutschlands und Frankreichs, sind zahlreiche alttertiäre Hippoidea bekannt geworden, die sich in ungefähr sechs unabhängig voneinander sich weiter entwickelnde Stammeslinien gespalten haben, im Eocän ziemlich häufig gewesen zu sein scheinen, aber bereits im unteren Oligocän Europas (Sannoisien) ausgestorben sind. Die erste dieser Linien beginnt mit +*Hyracotherium* und setzt sich in die Gattung +*Propachynolophus* Depér. (Untereocän) und +*Pachynolophus* Pom. (Mittel- und Obereocän) fort; die zweite Linie ist durch die Gattung +*Lophiotherium* Gerv. (Mittel- und Obereocän), die dritte durch die Gattung +*Propalaeotherium* Gerv. (Mittel- und Obereocän), die vierte durch +*Plagiolophus* Pom. (Mitteleocän bis Unteroligocän), die fünfte durch +*Palaeotherium* Cuv. (Mitteleocän bis Unteroligocän) und die sechste durch +*Anchilophus* Gerv. (Mitteleocän bis Obereocän) repräsentiert. Funde ganzer Skelete in der mitteleocänen Braunkohle von Messel bei Darmstadt haben uns über den Bau des Skeletes von +Lophiotherium und +Propalaeotherium in ausreichender Weise aufgeklärt

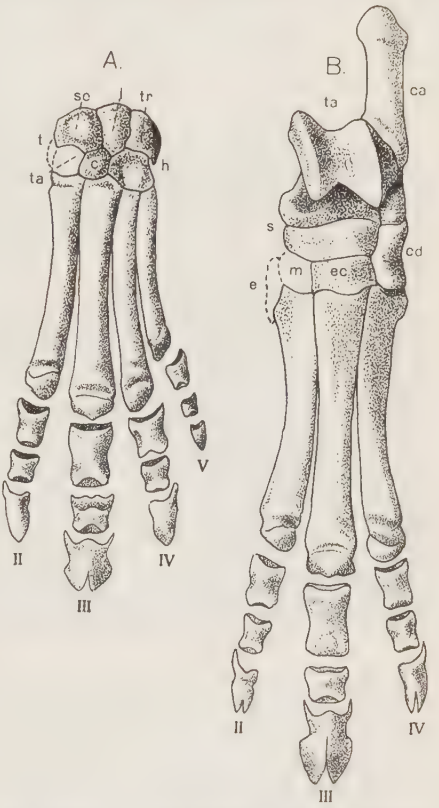


Fig. 462. A Linke Hand; B linker Fuß von Lophiotherium messelense Haupt. Mitteleocäne Braunkohle von Messel. $^3/_4$ nat. Gr. Nach Haupt. *c* Capitatum; *ca* Calcaneus; *cd* Cuboid; *e* Entocuneiforme; *ec* Ectocuneiforme; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *m* Mesocuneiforme; *s* Scaphoideum tarsi; *sc* Scaphoideum carpi; *t* Trapezium; *ta* Talus; *td* Trapezoid; *tr* Triquetrum.

[Haupt, 1925], und ebenso darf das Skelet von + Palaeotherium, aus den Gipsen von Paris, das schon vor mehr als hundert Jahren von Cuvier in meisterhafter Weise untersucht wurde, als gut bekannt gelten. An einem Exemplar von + Propalaeotherium hassiacum Haupt ist sogar die Schwanzquaste erhalten geblieben. + *Propalaeotherium* Gerv. war ein kleines, in der Größe zwischen Fuchs und Tapir schwankendes Pferd mit vierzehigem Vorderfuß und dreizehigem Hinterfuß, tapirähnlichem Körperbau mit relativ kurzen Gliedmaßen und gewölbtem Rückenprofil, langem Schwanz mit Quaste, kurzhaarigem Fell und einem noch sehr primitiven Gebiß $\left(\frac{3\,1\,4\,3}{3\,1\,4\,3}\right)$, dessen Backenzähne in dicht geschlossener Reihe standen. Die P sind trituberkulär mit starkem V-förmigen Innenhöcker und zwei Zwischenhöckern, die oberen Molaren quadrituberkulär mit zwei Zwischenhöckern, durchaus dem Typus eines primitiven + Protungulaten entsprechend. Eckzähne groß, von den Incisiven wie vom ersten P durch Diasteme getrennt. Die Gattung + *Palaeotherium* Cuv. (z. B. P. magnum Cuv.) erreichte Nashorngröße und der Körperbau war dem eines Tapirs viel ähnlicher als dem eines

Fig. 463. Propalaeotherium hassiacum Haupt. Mitteleocän (Lutetien) von Messel bei Darmstadt (Braunkohlenlager). Schwanzquaste mit verkohltem Haarbüschel. Original im Landesmuseum zu Darmstadt. $^4/_5$ nat. Gr. Nach Haupt.

modernen Pferdes. Die oberen und unteren P sind molariform, die oberen mit W-förmiger Außenwand und zwei schrägen Querjochen, ähnlich dem Backenzahntypus der Nashörner. Die unteren M bilden auf der Kaufläche zwei in einfacher Spitze aneinanderstoßende Halbmonde, während bei den nordamerikanischen Equiden (z. B. + Mesohippus) diese beiden Halbmonde an ihrer Vereinigungsstelle einen doppelten Knopf bilden. Vorderfuß und Hinterfuß von + Palaeotherium waren dreizehig, relativ plump und viel mehr tapir- oder nashornartig als einem der jüngeren Laufpferde ähnlich. Die auch bei anderen fossilen Pferden (Fig. 433) stark entwickelte Fossa buccinatoria (vor den Augenhöhlen, in der Wangenwand des Schädels) diente wahrscheinlich auch bei + Palaeotherium zur Aufnahme eines stark entwickelten Musculus buccinator, der das Zurückziehen der Oberlippe und Unterlippe besorgt. Die Lippenform von + Palaeotherium ist daher wahrscheinlich pferdeähnlich, aber nicht tapirartig gewesen und zur Rekonstruktion eines Rüssels liegt kein zwingender Grund vor.

2. Familie: Equidae.

Während in Europa die unter dem systematischen Begriff der „+Paläohippiden" zusammengefaßten Stämme der Hippoidea entweder schon im

Obereocän oder im Unteroligocän erloschen sind, hat sich auf dem Boden Nord-Amerikas seit dem Unteroligocän ein außerordentlicher Aufschwung des Pferdestammes vollzogen und die zu hoher Blüte gelangenden nordamerikanischen Pferde haben, wie heute feststeht, dreimal Vertreter nach Eurasien entsandt, von denen der erste Stamm, +*Anchitherium*, der im mittleren Miocän in Europa erschien, das obere Miocän nicht mehr überlebte. Im Unterpliocän erschien eine neue Einwanderergruppe von Pferden in Europa, die sich um die Gattung +*Hipparion* gruppieren, die sich in die eurasiatischen Equiden fortsetzte, die in der Quartärzeit Eurasien überfluteten und auch in Afrika eindrangen, wo sie heute noch leben. Der dritte, sicher aus Nord-Amerika stammende Zweig der Equiden, der nach Westen auswanderte, ist die aus dem Pliocän Chinas nachgewiesene Gattung +*Hypo-*

Fig. 464. Schädel einer kleinen Hipparion-Art (Hipparion Matthewi Abel) aus dem unteren Pliocän von Samos. Etwa $^1/_4$ nat. Gr. Nach Th. Kormos.

hippus, die in einzelnen Arten (+H. Matthewi, Pliocän von Westnebraska) Nashorngröße erreichte. Das Aussterben der Equiden in Europa im Obereocän und Unteroligocän wird von Haupt in Verbindung mit der geographischen Gestaltung Europas zu dieser Zeit gebracht, und auf die Isolierung der verschiedenen alttertiären Equidenarten auf Inseln zurückgeführt. Allerdings bleibt dadurch das Aussterben der kontinentalen Pferde Eurasiens im Obereocän und Unteroligocän noch unerklärt.

In Nord-Amerika beginnt die Geschichte der Pferde mit dem Auftreten einer kleinen, sehr primitiven Gattung, +*Eohippus* Marsh, die, wie erwähnt, dem europäischen +*Hyracotherium* aus dem Untereocän Englands sehr nahesteht. Von +Eohippus (Untereocän: Wasatch Beds) stammt in direkter Linie +*Orohippus* Marsh (Mitteleocän: Bridger Beds) und von diesem, gleichfalls in direkter Linie, +*Epihippus* Marsh (Obereocän: Uinta Beds) ab. Die Molarisierung der P läßt sich schrittweise verfolgen, ebenso die Reduktion der Seitenfinger und -Zehen, die bei +Eohippus in der Hand noch in der Vier-

zahl, später aber nur mehr in der Dreizahl auftreten, wobei der mittlere Strahl eine allmählich zunehmende Verstärkung erfährt. Der Hinterfuß war jedoch schon bei + Eohippus dreizehig. In Hand und Fuß berührten die seitlichen Finger und Zehen beim Laufen den Boden. Die Größe dieser nordamerikanischen Alttertiärpferde war ungefähr die eines Foxterriers, das Rückenprofil noch nicht wie bei den jungtertiären Pferden geradegestreckt, sondern gewölbt, da die Arme noch kürzer waren als die Hinterbeine. Die Augenhöhle von + Eohippus lag ungefähr in der halben Länge des Schädels, während bei den jüngeren Equiden durch eine bedeutende Größenzunahme der Schnauzenpartie des Schädels das Auge immer mehr nach hinten rückt und schließlich beim lebenden Pferde die Grenze zwischen dem zweiten und dritten Drittel der Schädellänge bezeichnet.

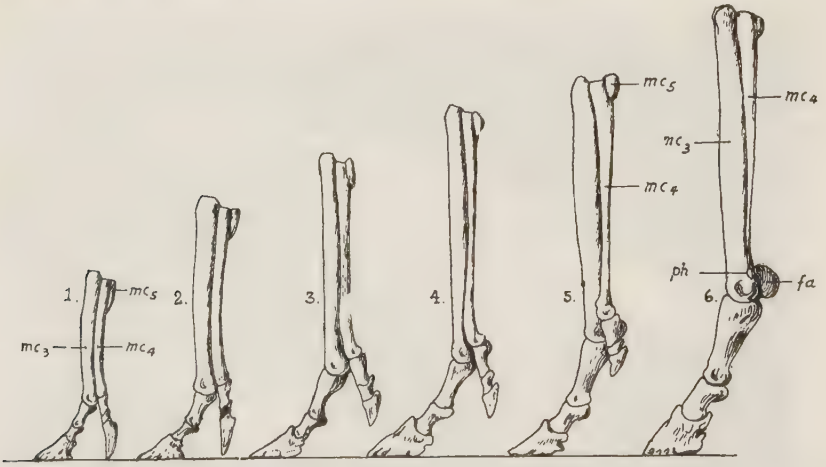


Fig. 465. Seitenansicht des Skeletes der linken Hand von sechs in direkter Ahnenreihe verbundenen nordamerikanischen Equiden, in gleicher Reduktion (etwa $^1/_5$ nat. Gr.). Der (nicht sichtbare) 2. Finger ist analog wie der 4. reduziert. Nach O. Abel, 1927. 1 Mesohippus Bairdii Leidy, Mitteloligocän von Nebraska. 2 Miohippus intermedius Osb. et Wortm., Oberoligocän von Süd-Dakota. 3 Parahippus atavus Osb., Mittelmiocän von Nebraska. 4 Merychippus primus Osb., Mittelmiocän von Nebraska. 5 Merychippus eohipparion Osb., Mittelmiocän von Nordost-Colorado. 6 Pliohippus Lullianus Troxell, Unterpliocän von Süd-Dakota. mc_3, mc_4 3. und 4. Metacarpale; mc_5 Rudiment des 5. Metacarpale; *ph* die untereinander verschmolzenen, aber vom Distalende des 4. Metacarpale noch getrennten Phalangen des 4. Fingers von Pliohippus Lullianus.

Die oberen Molaren von + Eohippus, + Orohippus und + Epihippus, denen sich die Prämolaren in der Form allmählich annähern (die Molarisierung beginnt bei Orohippus mit dem P^4 und greift bei Epihippus auch auf den P^3 über), sind sechshöckerig (zwei Außenhöcker, zwei Innenhöcker und zwei Zwischenhöcker). Die Anordnung der Höcker in den oberen Molaren ist derartig, daß je ein Zwischenhöcker und ein Innenhöcker (vorne: Protoconulus und Protocon, hinten Metaconulus und Hypocon) zusammen ein etwas schräge stehendes Querjoch bilden, das sich an das Vorderende des zugehörigen Außenhöckers (vorne: Paracon, hinten: Metacon) anlehnt. Beide Querjoche laufen parallel und lassen ein Tal zwischen sich, gegen innen

zu offen. Die Basis der Backenzähne wird von einem starken Basalband (Cingulum) gebildet; an der Außenwand der Molaren steht am vorderen Außeneck ein Schmelzpfeiler (Parastyl), in der Mitte der Außenwand ein zweiter Pfeiler (Mesostyl). Die Backenzähne aller alttertiären Equiden haben niedrige (brachyodonte) Kronen.

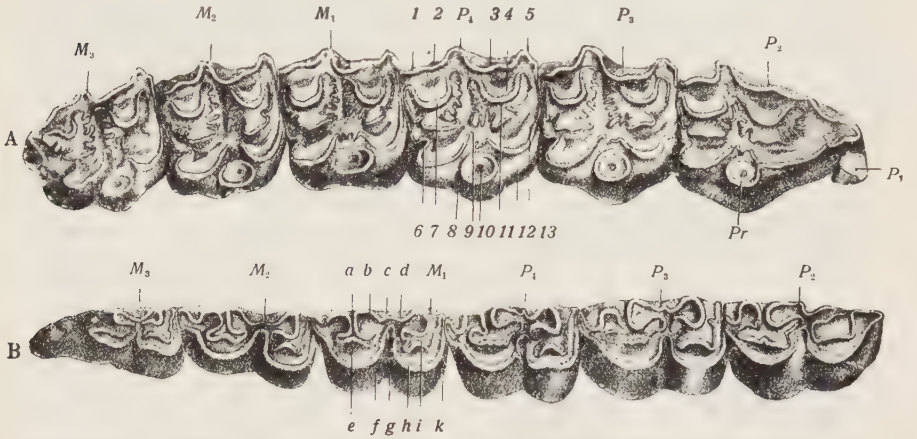


Fig. 466. A Obere (P_1-M_3); B untere (P_2-M_3) Backenzähne von Hipparion mediterraneum Hensel, aus dem Unterpliocän von Pikermi. $^3/_4$ nat. Gr. Nach A. Gaudry. P^1-P^4, M^1-M^3 Prämolaren und Molaren des rechten Oberkiefers. P_2-P_4, M_1-M_3 Prämolaren und Molaren des rechten Unterkiefers. *1–13* Details des P^4; *a–k* Details des M_1; *Pr* Innenpfeiler (Protocon).

Während von +Eohippus bis +Epihippus eine geschlossene Ahnenreihe zu verfolgen ist, reißt diese mit dem Ende des Obereocäns plötzlich ab, und es tritt im Unteroligocän Nord-Amerikas (Chadron Beds) ein Pferd auf, +*Mesohippus* Marsh, das zwar in der Spezialisation des Gebisses und der Gliedmaßen eine höhere Stufe als +Epihippus einnimmt, aber doch nicht unmittelbar mit diesem verknüpft werden kann und vielleicht einer aus Asien eingedrungenen neuen Einwandererwelle angehört. In den mitteloligocänen Oreodon Beds ist +Mesohippus Bairdii Leidy sehr häufig und hat Nord-Amerika gewiß in großen Herden bevölkert. Von ihm entsprang der oberoligocäne +*Miohippus* Marsh, der in seinem Spezialisationsgrade wieder den direkten Nachkommen darstellt, und aus ihm ging +*Parahippus* Leidy hervor, der dem unteren und mittleren Miocän (Harrison Beds und Sheep Creek Beds) entspricht. Er ist der unmittelbare Ahne von +*Merychippus* Leidy, der die höchste Blüte des Pferdestammes in der Miocänzeit Nord-Amerikas kennzeichnet. Die wichtigste Art und zugleich, allem Anscheine nach, die

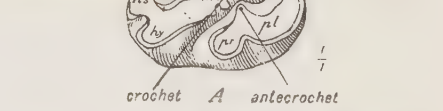


Fig. 467. Oberer Milchmolar von Merychippus aus dem Mittelmiocän Nord-Amerikas. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Stammart aller jüngeren Equiden, ist +Merychippus primus Osb. (Mittelmiocän: Sheep Creek Beds, Nebraska). Aus ihr gingen die im unteren Pliocän Nord-Amerikas weit verbreiteten Gattungen +*Hipparion* Christ., +*Neohipparion* Gidl., +*Protohippus* Leidy und +*Pliohippus* Marsh hervor. Der letztere führt über die Gattungen +*Plesippus* (oberes Mittelpliocän und Oberpliocän) zu den nordamerikanischen Quartärpferden, die Abel unter dem Namen +*Neohippus* zusammenfaßt und von den altweltlichen Arten der Gattung Equus scharf scheidet (z. B. N. pectinatus, N. fraternus, N. Leidyi).

+*Mesohippus*, der Stammvater dieser geschlossenen Reihe, hat etwa die Größe eines Collie erreicht. In der Hand waren drei Finger funktionell, vom fünften ist nur mehr ein kleines Rudiment des Metacarpale vorhanden. Ulna und Fibula waren noch frei, der Hinterfuß dreizehig, und zwar berührten die Seitenhufe ebenso wie in der Hand beim Stehen den Boden. +*Mio-*

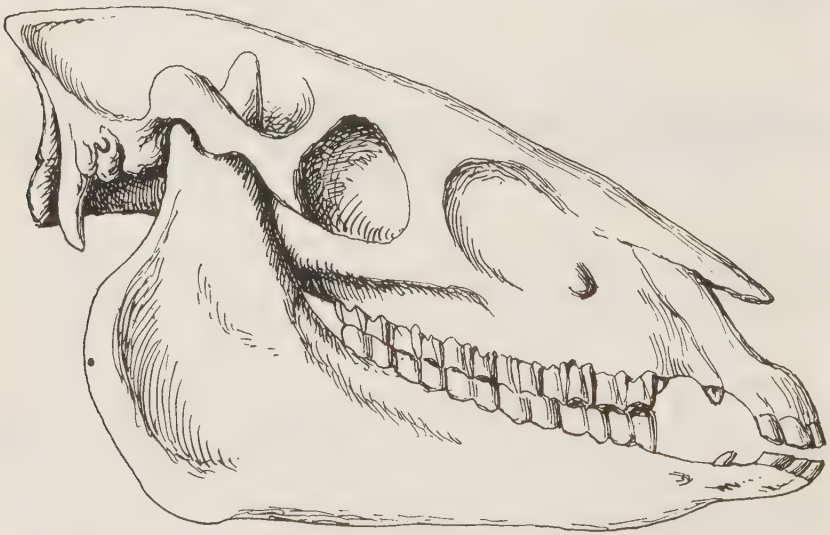


Fig. 468. Rekonstruktion des Schädels von Merychippus primus Osborn, aus dem Sheep Creek Beds (Mittelmiocän) von Stone house Draw, Sioux County, West-Nebraska. Ungefähr $^1/_2$ nat. Gr. Nach O. Abel.

hippus unterscheidet sich nur unwesentlich, namentlich in der etwas bedeutenderen Körpergröße, von +Mesohippus und leitet zu +*Parahippus* Leidy hinüber, bei dem die Seitenfinger und -zehen bereits so weit reduziert waren, daß sie weder beim Laufen in Funktion traten noch beim Stehen den Boden erreichten, so daß von dieser Entwicklungsstufe der Pferde an eine immer rascher zunehmende Verkümmerung der Seitenfinger und -zehen eintrat. Vom fünften Metacarpale bleibt allerdings auch bei den späteren Nachkommen, wie bei Pliohippus, ein kleines Rudiment am oberen Ende des Metapodiums erhalten.

Waren die oberen und unteren Backenzähne von +Mesohippus noch durchaus nach demselben Typus wie bei den eocänen Pferden geformt, so bleibt dieses Verhalten auch noch bei +Miohippus und +Parahippus bestehen, ändert sich aber durchgreifend bei +*Merychippus*, dem Stammvater der heutigen Pferde. In den oberen Molaren ist gegenüber dem kon-

servativen Typus, der noch bei Parahippus erhalten blieb, eine Komplikation in der Richtung eingetreten, daß Protoconulus und Metaconulus ziemlich stark geworden und Protocon und Hypocon (die beiden Innenhöcker und Innenenden der beiden Querjoche) durch scharfe Abschnürungen von den äußeren Teilen der Querjoche getrennt sind. Dazu kommt, daß sich hier zum ersten Male in der Geschichte der Pferde die sogenannten „Marken" der Zahnkrone bilden, die dadurch zustande kommen, daß sich vom Vorderjoch (Protoloph) von der Hinterwand des Protoconulus ein Sporn (Antecrochet) gegen das Hinterjoch (Metaloph) wendet, das von der Vorderwand des Metaconulus aus einen Sporn (Crochet) gegen das Antecrochet wendet, so daß in der Vorderhälfte des Zahnes der innere Teil des ursprünglich offenen Tales zwischen Protoloph und Metaloph abgeschnürt wird (Fig. 467). Dies ist die Vordermarke" oder „Präfossette", früher „Medifossette" genannt. In analoger Weise entsteht im hinteren Teile der Backenzahnkrone eine „Hintermarke" oder „Postfossette", indem sich von dem aus dem hinteren Basalbande hervorgegangenen Hinterrandpfeiler (Hypostyl) ein Sporn nach vorne gegen das Metaloph wendet und auf diese Weise eine der Vordermarke ähnliche Grube abschnürt. Schon innerhalb der Gattung +Merychippus tritt bei den höher spezialisierten Arten eine Zementfüllung in den beiden Marken auf, die die Widerstandskraft des Backenzahns gegen die Wirkungen der Abkauung bedeutend erhöht. Solche Spezialisationen sind deshalb für diese mittelmiocänen Pferde von großem Vorteil, weil diese zu dieser Zeit einen durchgreifenden Wechsel ihrer Nahrungsweise (Übergang zur Grasnahrung) vollzogen haben und die kieseligen Gramineen die Zähne viel stärker abnützen als weichblätterige Pflanzen, die früher die Nahrung der Pferde bildeten. Hand in Hand mit dieser Komplikation der Backenzahnkronen, die sich weiters in einer von Merychippus an beginnenden und ihr Extrem in +Hipparion und +Neohipparion erreichenden Sekundärfaltenbildung der Schmelzwände äußert, schreitet auch die Zunahme der Kronenhöhe: der Backenzahn der Pferde wird von einem brachyodonten zu einem hypselodonten, eine weitere Reaktion auf die starke Abnützung infolge der Grasnahrung. So stellt sich also der Backenzahn von +Merychippus in den Grundzügen als die Grundlage dar, auf der und aus der sich der Backenzahntypus der modernen Pferde herausgebildet hat. Von +Merychippus aus führt eine Entwicklungslinie zu dem schon genannten +Hipparion und zu +Neohipparion, beide durch eine völlige Separation des Pro-

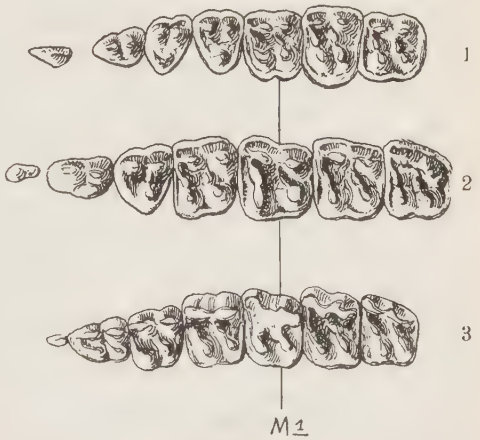


Fig. 469. Die Molarisierung der oberen Prämolaren in der Entwicklungsreihe Eohippus (1) über Orohippus (2) zu Epihippus (3). Bei Eohippus sind P^3 und P^4 dreieckig, bei Orohippus ist P^4 bereits quadratisch, bei Epihippus ist auch der P^3 bereits molariform und von quadratischem Umriß. Nat. Gr. Gezeichnet mit Benutzung einer Zeichnung von Fr. B. Loomis 1926.

tocons vom Protoloph und eine Verschiebung des Protocons gegen die Mitte der Innenwand des Backenzahnes gekennzeichnet, sowie durch die sehr starken accessorischen Schmelzfaltenbildungen an den Innenrändern der Vorder- und Hintermarke. Innerhalb der mittelmiocänen Stammform +Merychippus primus Osb. finden sich neben Zahntypen, die zu den Hipparionen hinüberleiten, auch solche, denen die sekundären Schmelzfalten fehlen und daher Bindeglieder zu den unterpliocänen Gattungen +Pliohippus und +Protohippus bilden. Bei der letztgenannten Gattung sind noch ebenso wie bei Merychippus, Neohipparion und Hipparion die Seitenfinger und -zehen bis zu den Hufen erhalten, aber bei Pliohippus ist eine weitergehende Reduktion der Seitenphalangen eingetreten, so daß diese untereinander zu einem einheitlich erscheinenden Rudiment verschmelzen, das aber noch vom Distalende des zugehörigen Metapodiums getrennt bleibt. Dies ist der Reduktionstypus, der uns auch bei den eurasiatischen Quartärpferden entgegentritt, bei denen die Seitenphalangen nicht, wie man früher meinte, gänzlich verkümmert und verloren gegangen sind, sondern im „Griffelbeinköpfchen" der lebenden Pferde noch heute vorliegen, das in frühen Jugendstadien noch getrennt sein kann und erst später mit dem Distalende des Metapodiums verschmilzt [Abel, 1926].

+*Neohipparion* Gidl. scheint auf Nord-Amerika beschränkt geblieben zu sein; es ist von Hipparion durch eine langgestreckte Gestalt des Protocons unterschieden, während +Hipparion einen gerundeten oder ovalen Querschnitt des Protocons aufweist. Hipparion ist dagegen als eine Wanderform geradezu ein „Leitfossil" der unterpliocänen Säugetierfaunen der Alten Welt geworden. Die Gattung umfaßt neben zarten, leichtfüßigen Formen (H. gracile Kaup, H. mediterraneum Hensel, H. Matthewi Abel) auch schwerfüßige, plumper gebaute Arten (H. brachypus Hensel), die keinesfalls als die Ahnen der jüngeren altweltlichen Pferde in Betracht kommen können. Nur das kleine +H. Matthewi Abel entspricht nach den Untersuchungen von M. Schlosser und O. Antonius am ehesten den Anforderungen, die an eine Ahnenform der altweltlichen Gattung Equus zu stellen sind, die nach der Entdeckung Amerikas wieder dort eingeführt wurde und sich außerordentlich vermehrt hat, nachdem noch in prähistorischer Zeit sowohl die Gattung +Neohippus als auch die in der Eiszeit von Ostasien nach Nord-Amerika eingewanderten Arten der Gattung Equus ausgestorben waren.

Die Verschiedenheit der Schmelzfaltenbildung in den Backenzähnen von Hipparion und Equus hatte früher zu der Annahme geführt, daß Hipparion mit den komplizierten Schmelzfaltenbildungen in den Marken und dem isolierten Protocon nicht der Ahne von Equus mit sehr geringer Schmelzfaltenbildung und einem mit dem Vorderjoche fest verbundenen Protocon sein könne, doch hat sich gezeigt, daß diesen Unterschieden nicht das große Gewicht beizumessen ist, das man früher in die Wagschale warf. Namentlich O. Antonius hat die Vorfahrenschaft von +Hipparion glücklich verteidigt und darauf hingewiesen, daß die Schmelzfaltenbildung eine Folge des sekundären Überganges zu einer Waldweidenahrung darstellt, während die Steppenpferde viel einfacher gebaute Backenzähne besitzen. So ist wohl das kleine +Hipparion Matthewi Abel von Samos als eine Ahnenform der Tigerpferde, Halbesel und Wildesel und der eurasiatischen Wildpferde anzusehen.

Die Wanderform +*Anchitherium* v. Mey., die im Mittelmiocän Europa erreichte, unterscheidet sich so unwesentlich von den beiden nordamerikanischen Gattungen +Mesohippus (Unteroligocän) und +Miohippus (Oberoligocän), daß schwer ein Zweifel an der Abstammung von diesen Formen auftauchen kann. +Anchitherium stellt somit einen Seitenzweig der nordamerikanischen Equiden dar, die als eine Wanderform nach Eurasien vorgedrungen und nach kurzer Zeit (im Obermiocän) wieder erloschen ist. Die Gattung +*Hypohippus* Leidy ging gleichfalls aus der nordamerikanischen Gruppe +Miohippus hervor, erreichte in der Unterpliocänzeit Ostasien, ist aber nicht weiter nach Westen vorgedrungen und bald erloschen. Ein auf Nord-Amerika beschränkt gebliebener Seitenzweig ist +*Archaeotherium*, der gleichfalls von der Gruppe Mesohippus-Miohippus, wahrscheinlich von Mesohippus, abgezweigt und noch im Obermiocän Nord-Amerikas erloschen ist.

Nach der Herstellung der Landbrücke zwischen Nord-Amerika und Süd-Amerika in der Pliocänzeit sind auch Pferde nach Süd-Amerika vorgedrungen, die sich in Süd-Amerika zu sehr eigentümlichen Formen differenziert haben. Die hauptsächlichsten Unterschiede liegen in der von allen anderen fossilen und recenten Pferden abweichenden Form der Nasenbeine, die mit einer eigenartigen Gestalt der Nasenöffnung in Verbindung steht. Die Nasenbeine dieser südamerikanischen „Hippidien", wie sie Burmeister nannte, sind außerordentlich schmal und lang, da der Nasenkieferausschnitt sehr weit nach hinten reicht; bei +Onohippidium compressidens Ameghino aus dem Plistocän Argentiniens sogar beinahe bis zum vorderen Rand der Augenhöhle. Die Nasenöffnung ist sehr schmal, hoch und seitlich stark zusammengedrückt. Ein allen „Hippidien" zukommendes Merkmal ist ferner, daß die Vorderecke des Protocons immer abgerundet ist und somit die für Equus charakteristische Vorderecke fehlt. Die Gliedmaßenknochen sind meist plump gebaut; im Handskelet ist noch ein Rudiment des Metacarpale V vorhanden. Bisher sind drei Gattungen unterschieden worden: +*Hippidium* Owen, +*Onohippidium* Moreno und +*Parahipparion* Ameghino.

+Onohippidium ist durch den Besitz einer großen „Cavitas lacrymalis" (Moreno) gekennzeichnet. An die Bildung dieser Fossa sind Nasale, Lacrymale, Maxillare und Prämaxillare beteiligt. Ivar Sefve vertrat die Meinung, daß diese große Grube zur Aufnahme einer Hautdrüse, vergleichbar dem Antorbitalorgan der Hirsche, bestimmt gewesen sei. Die Grube ist durch eine vertikale Leiste von der vor ihr gelegenen kleineren Fossa subnasalis getrennt; unter und vor der letzteren liegt eine dritte Grube, die Fossa buccinatoria, zur Aufnahme des Musculus buccinator. Nach Brinkmann (1911) und W. K. Gregory (1920) ist diese „Fossa lacrymalis" zur Aufnahme des knorpeligen Diverticulum nasi bestimmt, ebenso wie bei recenten Pferden, z. B. beim Grévy-Zebra (vgl. Fig. 433).

Später sind auch nordamerikanische Quartärpferde nach Süd-Amerika gelangt, die entweder zu der Gattung +Neohippus oder zur Gattung Equus zu stellen sind, was bisher noch nicht sichergestellt erscheint. Unter den vielen unterschiedenen „Arten", meist nur auf Grundlage isolierter Molaren errichtet, unterscheidet Sefve drei „sichere": +E. neogaeus Lund, +E. curvidens Owen und +E. andium Wagner, die durch zahlreichere Reste vertreten sind. Sie sind noch vor dem Eindringen des weißen Menschen in Süd-Amerika erloschen.

Unter den europäischen Eiszeitpferden lassen sich, namentlich nach den eingehenden Untersuchungen von O. Antonius, mehrere schwergebaute Pferdearten vom „Kaltblütertypus“ und verschiedene leichtgebaute Wildpferde unterscheiden. Unter den letzteren spielt die Hauptrolle das „Przewalski-Pferd“, das heute noch in Zentral-Asien lebt (Equus ferus Pallas), das ein wichtiges Jagdtier des Eiszeitmenschen war, der zahlreiche bildliche Darstellungen von ihm hinterlassen hat; daneben war der Tarpan (E. Gmelini Antonius) verbreitet und schließlich lebten in Europa eine Anzahl schwerer Pferde, die dem Typus des lebenden „Equus robustus“ entsprechen würden. Hierher gehört +Equus germanicus Nehring und das schwere Tundrenpferd aus dem Löß Wiens, +Equus Abeli Antonius. Die ältesten „echten“ Pferde auf dem Boden Europas vertritt +Equus Stenonis Cocchi im Oberpliocän der Mittelmeerländer (vgl. S. 655).

4. Überfamilie: +Titanotherioidea.

1. Die Familie der +**Palaeosyopidae** ist, mit Ausnahme von +Brachydiastematherium Boeckh u. Maty aus dem Mitteleocän Siebenbürgens, auf das Eocän Amerikas beschränkt. Es waren Tiere, die im Äußeren dem Tapir wohl am nächsten kamen, teilweise ihn aber an Größe übertrafen und höhere Extremitäten hatten. Das Volumen des Gehirns, das ja bei allen eocänen Säugern klein war, war nach Earle bei +Palaeosyops Leidy fast um die Hälfte kleiner als bei Tapirus und namentlich im Großhirn wenig ausgebildet. Die Backenzähne des Oberkiefers waren bunoselenodont. Fig. 470 zeigt deren primitiven Charakter; ihr ausgesprochener trituberkulärer Bau erfährt nur Änderung durch den aus dem Basalband entstehenden Hypoconus (hy). Vermutlich ist +Lambdotherium Cope aus dem Untereocän Nord-Amerikas die primitivste Form der Reihe, die durch +Palaeosyops zu +Diplacodon Marsh führt. Letzterer, von der Größe eines Rhinoceros, galt als Übergang zu +Titanotherium, der dementsprechend die primitiven Merkmale der Palaeosyopidae verloren hatte: die 2 hinteren oberen P waren molariform geworden, die Canini verlängert, mit scharfer Schneide, der Carpus verlängert, desgleichen Calcaneus usw.

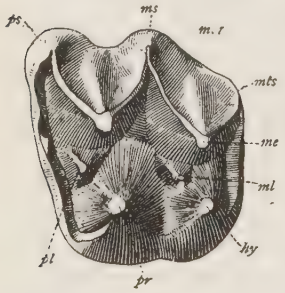


Fig. 470. Der erste obere linke Molar von +Palaeosyops major aus den Bridger Beds (Mitteleocän) von Wyoming. Nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Zu den neueren wichtigeren Entdeckungen im nordamerikanischen Obereocän (Uinta-Becken) gehört die Bestätigung von Earles Vermutung, daß +*Dolichorhinus* Hatcher (Telmatotherium Marsh) mit mehr Wahrscheinlichkeit in die direkte Linie der Vorfahren der Titanotheriidae gehöre. Namentlich eine der jüngsten Formen, D. hyognathus Osb., zeigt ein flaches Cranium, lange Nasalia und den Anfang nasofrontaler Hörner. Gebiß $\frac{3143}{2143}$ mit verschiedenen beginnenden titanotheroiden Charakteren.

2. Familie: +**Titanotheriidae.** — Aus dem Oligocän-Miocän Nord-Amerikas bekannt, namentlich in vollständigen Reihen aus den 60 m mächtigen oligocänen Sedimenten der White River Beds, die auch als Titanotherium-Beds bekannt sind. Diese gewaltigen Tiere von Nashorn- bis Elefantengröße mit seit-

lich vorspringenden nasalen Knochenhörnern sind als ungefähr 13 Genera beschrieben, die Osborn der Mehrzahl nach als +*Titanotherium* Leidy zusammenfaßt. Ihre systematische Gruppierung erfährt außer anderem auch dadurch Schwierigkeiten, daß die Unterschiede zum Teil auf solche des Ge-

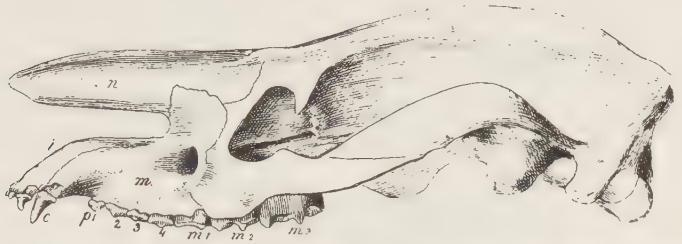


Fig. 471. Dolichorhinus hyognathus. 1/6 nat. Gr. Aus dem Obereocän Nord-Amerikas. Nach H. F. Osborn.

schlechtes und Alters zurückgehen. Der bereits bei +Palaeosyops hervorgehobene geringe Umfang des Gehirns kommt bei den jüngeren Titanotheriiden noch ausgesprochener zum Ausdruck, wie Fig. 472 von +*Brontotherium* ingens (Marsh) aus dem unteren Oligocän Nord-Amerikas, mit riesigen Hörnern auf den Nasalia, darlegt. Dem Gehirn ging eben die Fähigkeit progressiver Entwicklung ab (S. 90).

Diese Tiere beanspruchen das volle Interesse von Variations-Theoretikern, da nach Hatchers und namentlich Osborns Untersuchungen in den verschiedenen Horizonten sich die teils progressive, teils regressive Entwicklung des Schädels verfolgen läßt. Hierbei wird der Schädel zusammen mit dem Körper und den nasalen Knochenzapfen größer, die Jochbogen weiten sich allmählich aus, der Processus postglenoideus und posttympanicus vereinigen sich allmählich, der Trochanter tertius nimmt zu. Neben diesen phylogenetisch progressiven Änderungen, treten Hand in Hand damit und in kausalem Zusammenhang regressive Änderungen ein: die Zahnreihe geht zurück, die Nasalia werden bei Zunahme der Knochenzapfen schließlich auf kleine Knoten reduziert, das Trapezium schwindet allmählich, desgleichen das Cingulum der Prämolaren, die Incisivi werden variabel von 2—0. Auch treten individuelle Variationen auf, namentlich in den beiden letzten Punkten und in dem Auftreten und Fehlen von P_1. — Dies führte endlich zu Tieren, die fast ad absurdum spezialisiert waren, wie T. platyceras Scott et Osb. (Fig. 473) mit extremer

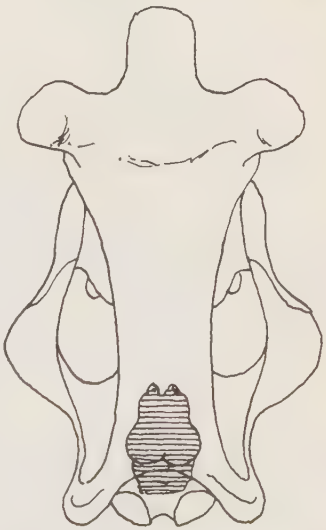


Fig. 472. Schädelumriß von Brontotherium ingens Marsh aus dem Unteroligocän (Titanotherium Beds) Nord-Amerikas, mit eingezeichnetem Hirnhöhlenraum (schraffiert). Nach O. C. Marsh.

Verschiebung der Knochenzapfen nach vorn, was wohl zum plötzlichen Untergang der Familie führte.

In letzter Zeit sind im Eocän und Oligocän der Mongolei zahlreiche wohlerhaltene Schädel von Titanotheriiden gefunden worden. Schließlich muß hervorgehoben werden, daß die Ähnlichkeiten, welche die Titano-

Fig. 473. I Titanotherium trigonoceras, $^1/_{10}$ nat. Gr. II Titanotherium platiceras, $^1/_{10}$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

therioidea in verschiedener Hinsicht mit den Artiodactyla aufweisen, nicht als Zeugen für einen, wenn auch entfernten, blutsverwandtschaftlichen Zusammenhang angerufen werden können, da sie nach Gregory innerhalb des Stammes der Titanotherien erworben wurden.

III. Unterordnung: +Ancylopoda.

(Von Prof. O. Abel.)

Nichts illustriert besser die Schwierigkeiten, die sich der richtigen Beurteilung dieser Ungulatengruppe entgegenstellten, als die Geschichte der Gattung +*Chalicotherium* Kaup. Die ersten Funde bestanden in Krallenphalangen, die im Unterpliocän von Eppelsheim bei Mainz im Jahre 1823 zum Vorschein kamen und von Cuvier mit Rücksicht auf die Ähnlichkeit mit den Krallenformen der Gürteltiere einem fossilen Säugetier zugeschrieben wurden, das er als „Pangolin gigantesque" bezeichnete. Später kamen an derselben Fundstelle Zähne zum Vorschein, die von Kaup unter dem Namen +Chalicotherium zu den Ungulaten gestellt wurden, aber man konnte zu dieser Zeit nicht ahnen, daß die Gliedmaßenreste des vermeintlichen Riesengürteltieres und des Ungulaten +Chalicotherium einem und demselben Tiere angehörten. Auch A. Gaudry hat in seiner Monographie der Fauna von Pikermi (1862—1867) Gliedmaßenreste von +Chalicotherium noch als Überreste eines großen „Edentaten" gedeutet. Erst der Fund eines vollständigen Skeletes der verwandten Gattung +*Macro-*

therium im Miocän von Sansan in Frankreich bewies die Zusammengehörigkeit der sonderbar spezialisierten Gliedmaßenreste und der Zähne, die einem Huftier aus der Gruppe der Perissodactyla zugeschrieben worden waren. Die Entdeckung des reichen Knochenlagers bei Agate im Sioux County, Nebraska brachte endlich Aufklärung über die Osteologie dieser merkwürdigen Formengruppe, da von dem hier überaus häufigen +Moropus elatus Marsh zahlreiche vollständige Skelete zusammengesetzt werden konnten. Eine monographische Beschreibung danken wir Holland und Peterson.

Die wichtigsten Merkmale der von Cope als selbständige Ordnung +Ancylopoda betrachteten Gruppe der Huftiere sind folgende:

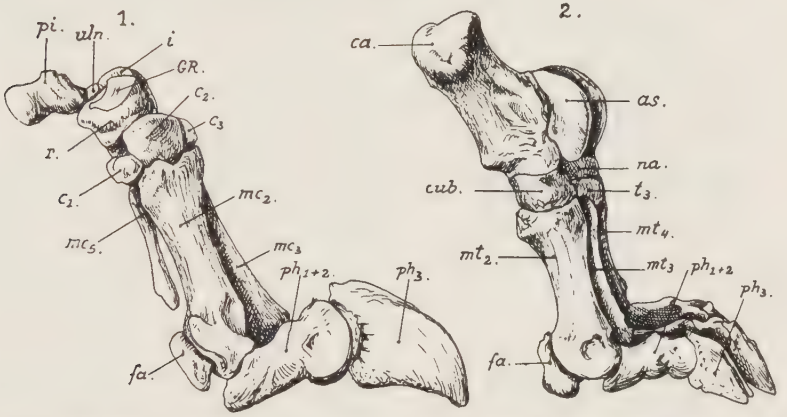


Fig. 474. Moropus elatus Marsh. Miocän (Lower Harrison Beds) von Agate, Nebraska. 1 Linke Hand, 2 linker Hinterfuß von der Seite gesehen. In $^1/_6$ nat. Gr. Nach W. J. Holland und O. A. Peterson (1914), umgezeichnet von O. Abel (1927). 1 Vorderfuß: *pi* Pisiforme; *uln* Ulnare; *i* Intermedium; *GR* Gelenkfläche des Radiale (*r*) gegen den Radius; c_1 Trapezium; c_2 Trapezoid; c_3 Magnum; mc_2, mc_3, mc_5 2., 3., 5. Metacarpale; *fa* Fabella (Bohnenknöchelchen) des 2. Fingers; ph_1, ph_2 die beiden proximalen, koossifizierten Phalangen des 2. Fingers; ph_3 Endphalange. 2 Hinterfuß: *ca* Calcaneus; *as* Astragalus; *cub* Cuboideum; *na* Naviculare; t_3 Tarsale III; mt_2, mt_3, mt_4 2., 3., 4. Metatarsale; *fa* Fabella; ph_1+ph_2 1. und 2. (koossifizierte) Phalange der 2. Zehe; ph_3 Endphalange.

Gebiß bunoselenodont, sehr ähnlich dem der +Titanotheriiden; obere I unbekannt, 3 untere I vorhanden oder fehlend; obere C fehlend, untere C vorhanden oder fehlend; P in beiden Kiefern auf drei reduziert; Backenzähne von vorne nach hinten rasch an Größe zunehmend, besonders im Oberkiefer; Orbita hinten offen, Supraorbitalplatte mit einem Foramen wie bei Equus; Zwischenkiefer schlank und oft stark reduziert (+Macrotherium); Nasalia (bei +Moropus) mit tiefer Einkerbung; Halswirbel mit reduziertem Zentrum, aber extrem entwickelten Gelenkfortsätzen; Becken dem der Artiodactyla ähnlich; Trochanter tertius des Femur vorhanden oder fehlend; Arme bei einzelnen Gattungen (+Macrotherium) viel länger als die Hinterbeine; Distalfacette des Astragalus entweder mit dem Naviculare und Cuboid artikulierend oder mit dem ersteren allein; beide Gliedmaßen dreifingerig, in der Hand noch ein rudimentäres Metacarpale V; zweiter Finger und zweite Zehe die stärksten in Hand und Fuß

und die beiden proximalen Phalangen dieser Strahlen verwachsen, was einer besonderen Funktion des zweiten Fingers und der zweiten Zehe entsprechen muß; Krallenphalangen tief gespalten, ähnlich den Krallenphalangen von Grabtieren aus der Gruppe der Xenarthra usw.; Endphalange des zweiten Fingers viel stärker als alle übrigen in Hand und Fuß; Gelenkfläche der Grundphalangen in der Hand ganz, im Fuße nicht so stark auf die Oberseite verschoben; Gelenkfläche des Distalendes der Metapodien schwach konvex, Hinterseite desselben stark gekielt zur Aufnahme je zweier Sesambeine für jedes Metapodiale. Körpergröße einiger Arten die eines starken Nashorns erreichend.

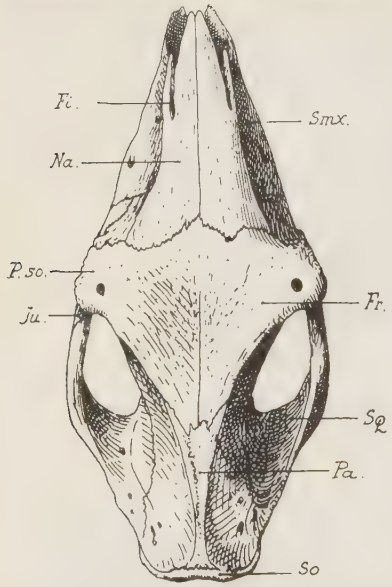


Fig. 475. Schädel von Moropus aus den Lower Harrison Beds, Nebraska. Ca. $^1/_5$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn, durch O. Abel umgezeichnet. *Fi* Fissur des Nasale; *Fr* Frontale; *Ju* Jugale; *Na* Nasale; *Pa* Parietale; *Pso* Processus supraorbitalis; *Smx* Supramaxillare; *So* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum.

Die + Ancylopoda oder + Chalicotherioidea sind wahrscheinlich mit den + Meniscotheriidae aus dem Untereocän (Wasatch Beds) von Neu-Mexiko enge verknüpft und daher unmittelbar aus den + Protungulaten hervorgegangen. Die ältesten Vertreter des Stammes sind im Mitteleocän von Wyoming gefunden worden (+ *Eomoropus* Osb.); aus dem Eocän Europas liegen bis jetzt nur sehr dürftige Reste vor (+ Pernatherium rugosum aus dem Mergel von Saint-Ouen, Frankreich). Im Oligocän Europas tritt + *Schizotherium* Gerv. auf und im Miocän begegnen wir sowohl in Nord-Amerika in den Harrison Beds (+ *Moropus* Marsh) wie in Europa (+ *Macrotherium* Lart.) Vertretern dieses Stammes. Im Unterpliocän lebte + *Chalicotherium* Kaup in Europa, aber in Nord-Amerika sind aus Ablagerungen nach der Miocänzeit keine + Ancylopoden mehr bekannt. Am längsten haben sie sich in China erhalten, wo noch aus der Eiszeit eine Art bekannt ist (+ Chalicotherium sinense, die letzte Art der + Ancylopoden). Aus Ostindien sind aus den Bugti Beds von Belutschistan (oberstes Oligocän oder unterstes Miocän) zwei

Fig. 476. Moropus elatus Marsh. Linker letzter oberer Molar (M_3). Lower Harrison Beds, Agate, Sioux Co., Nebraska; nat. Gr.

Arten bekannt (+Phyllotillon naricus Pilgrim und +Schizotherium Pilgrimi Forster-Cooper), eine Art (+Macrotherium salinum Forster-Cooper) aus den obermiocänen Chinji-Beds und die letzte (+Chalicotherium sivalense Falconer et Cautley) aus den unterpliocänen Siwalik-bildungen. Das Hauptentwicklungsgebiet scheint demnach in Zentral-Asien gelegen gewesen zu sein, von wo aus zu verschiedenen Zeiten Auswandererwellen nach Nord-Amerika und, nach der anderen Richtung, auch nach Europa gelangten.

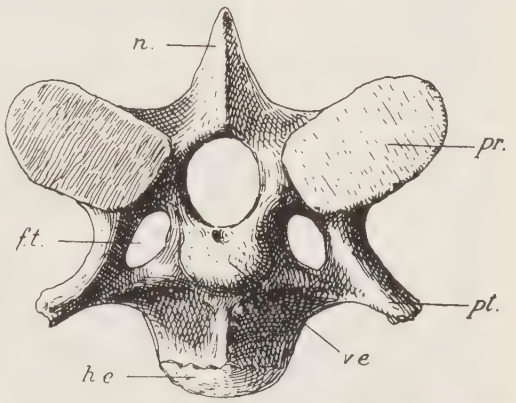


Fig. 477. Chalicotherium Goldfussi Kaup. Dritter Halswirbel von vorn. Nach O. Abel. *ft* Foramen transversarium; *he* hintere Epiphyse des Zentrums; *n* Neurapophyse; *pr* Präzygapophyse; *pt* Processus transversus; *ve* vordere Epiphyse des Zentrums.

Da das Gebiß einen Anpassungstypus aufweist, wie er für Huftiere mit weichblätteriger Pflanzennahrung bezeichnend ist, so kann an der Beschaffenheit der Nahrung kein Zweifel bestehen. Dagegen ist es sehr auffallend, daß wir in den beiden extremen Ausbildungsformen der +Ancylopoden, +Macrotherium und +Chalicotherium, wie Abel (1920) dargelegt hat, einerseits eine auffallende Armverlängerung antreffen, andererseits nicht, und daß die Anpassungen der verlängerten Arme von +Macrotherium darauf deuten, daß die vorderen Gliedmaßen stärker in Anspruch genommen worden sind als die hinteren. +Macrotherium ist bisher nur in Gesellschaft von anderen Säugetieren gefunden worden, die Waldfaunen angehörten, +Chalicotherium dagegen im Rahmen von Buschsteppenfaunen. +Chalicotherium hat zweifellos seine mächtigen Krallen zum Graben und Scharren verwendet, so daß es wahrscheinlich ist, daß sich die Tiere von Zwiebeln und Knollen von Steppenpflanzen ernährten, die sie mit Hilfe ihrer Krallen ausgruben. Sie scheinen beim Aufsuchen der unterirdischen Pflanzenknollen wesentlich durch die Schnauze unterstützt worden zu sein, die eine Wühlfunktion gehabt haben muß. Nur so wird es, wie Abel gezeigt hat, verständlich, daß die Wirbelzentren der Halsregion rudimentär geworden sind, während die Gelenkpartien, speziell die Zygapophysen, eine enorme und sonst unter Säugetieren einzig dastehende

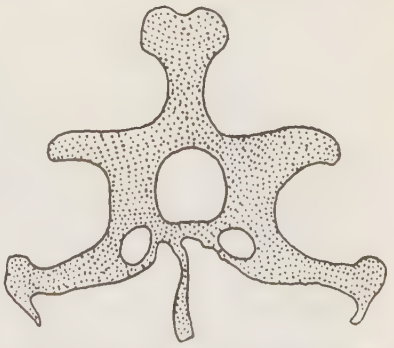


Fig. 478. Transversalschnitt durch den 3. Halswirbel von Moropus elatus Marsh. 1/3 nat. Gr. Nach W. J. Holland und O. A. Petersen.

Verstärkung erfahren haben (Fig. 477 und 478). Ein Querschnitt durch einen Halswirbel von †Moropus elatus aus dem Miocän von Nebraska zeigt, daß in der Mitte des Wirbels überhaupt vom Wirbelkörper nichts übrig ist als eine vertikale Lamelle und daß das Wirbelgerüst daher ganz auf die oberen, die Zygapophysen tragenden Partien beschränkt ist. Im Gegensatze zu †Chalicotherium ist aber †Macrotherium als eine Waldform anzusprechen. Die stark verlängerten Arme, deren Knochen gewisse Übereinstimmungen mit kletternden Säugetieren zeigen, scheinen dagegen mehr zum Herabbiegen von Baumzweigen gedient zu haben. Der Vorderteil des Schädels von †Macrotherium ist nicht keilförmig wie bei †Moropus, sondern abgestutzt und erinnert in seiner Gesamtform an die Schnauze der †Gravigraden. Die bisher bekannten Ancylopoden umfassen daher sowohl Steppenformen als Waldformen.

IV. Unterordnung: †Amblypoda.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die †Amblypoden waren die größten Landsäugetiere der Eocänzeit Nord-Amerikas, haben auf diesem Kontinente im oberen Mitteleocän ihre Blütezeit erreicht, die auch noch im oberen Eocän angedauert hat, sind aber dann vollkommen erloschen. Die ältesten und primitivsten Vertreter der †Amblypoda, die als **†Periptychidae** unterschieden worden sind, unterscheiden sich noch so wenig von den †Protungulata, daß sie ebensogut dieser Stammgruppe der Unpaarhufer eingereiht werden könnten, wenn es sich nicht behufs einer klareren Erfassung der genetischen Vorgänge innerhalb des Stammes der †Amblypoda empfehlen würde, die †Periptychidae diesem Stamme einzugliedern. Dies ist außerdem noch dadurch begründet, daß die †Periptychiden in gewissen Merkmalen engere Beziehungen zu primitiven Carnivoren aufweisen, als dies bei den anderen †Protungulaten der Fall ist und weil sie wahrscheinlich schon sehr frühzeitig aus der Stammgruppe der †Condylarthra oder †Protungulata losgelöst worden und ihre eigenen Wege gegangen sind. Die Betrachtung des Schädels von †*Pantolambda* Cope zeigt den stark ausgesprochenen Anklang an den Carnivorentypus sehr deutlich, und es hat somit diese dem Paleocän (Torrejon) angehörende Gattung, die (†Pantolambda bathmodon Cope) etwa Schafgröße erreichte, sehr altertümliche Züge bewahrt. Die Molaren von †Pantolambda sind im Oberkiefer trituberkulär, im Unterkiefer ist durch die Vergrößerung des sich an das alte Trigonid anschließende Talonids der Molarentypus dem der Perissodaktylen ähnlich geworden. In den oberen M von †Pantolambda schließen sich bereits Paracon und

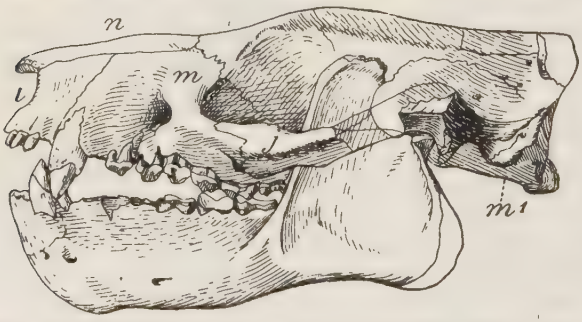


Fig. 479. Schädel von Pantolambda bathmodon Cope, aus dem Torrejon von Neu-Mexiko. 1/3 nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Metacon zu einem W-förmigen Ectoloph zusammen, auf diese Weise den Weg zeigend, auf dem die Herausbildung des Außenjoches der Perissodaktylen erfolgt ist. Die P sind im Ober- und Unterkiefer viel einfacher als die M.

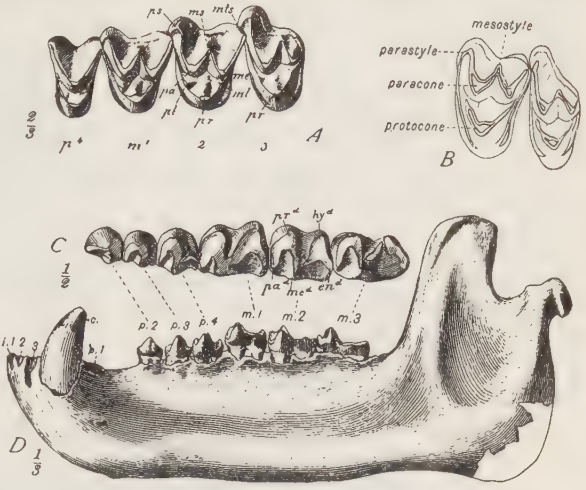


Fig. 480. Pantolambda cavirictis, Torrejonformation. A: obere P^4 M^1 M^2 M^3. 1/3 nat. Gr. B: Schema von M^2 M^3. C: untere Backenzähne. 1/2 nat. Gr. D: Unterkiefer. 1/3 nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Die Gliedmaßen von +Pantolambda waren kurz, plump und von so primitivem Bau, daß sie, isoliert gefunden, kaum mit einem Huftier in Verbindung gebracht worden wären; der Humerus hat eine starke Deltaleiste, ein Foramen entepicondyloideum und das Femur einen dritten Trochanter. Hand und Fuß waren fünfstrahlig, alle Finger und Zehen funktionell und standen in stark gespreizter Stellung. Endphalangen hufartig entwickelt. Der Schwanz war lang. Carpus mit freiem Centrale. Astragalus mit Hals, obwohl er mit Naviculare und Cuboid artikuliert.

In den Puerco Beds, die unter den Torrejon Beds liegen, sind zahlreiche Reste primitiver +Periptychiden gefunden worden, die jedoch nicht so vollständig erhalten sind wie +Pantolambda und daher nur im allgemeinen die Feststellung gestatten, daß die sich um die Gattung +*Periptychus* Cope gruppierenden Gattungen (+*Ectoconus* Cope, +*Conacodon* Matth., +*Hemithlaeus*, +*Anisonchus*, +*Haploconus* Cope) in ihrem Zahnbaue primitiver sind

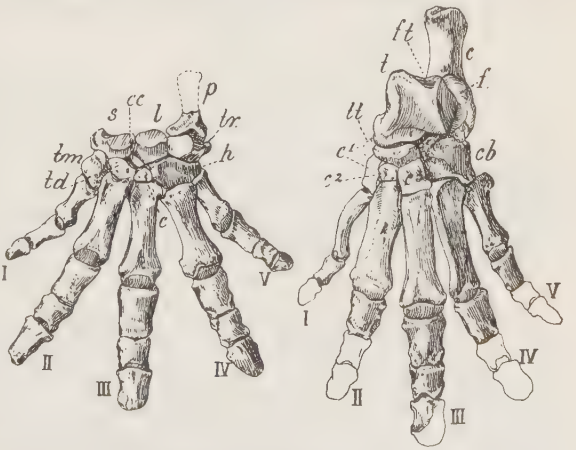


Fig. 481. Pantolambda bathmodon. 1/2 nat. Gr. Nach H. F. Osborn. Links: Linke Hand. *c* Capitatum; *cc* Centrale; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *p* Pisiforme; *s* Scaphoid; *td* Trapezoid; *tm* Trapezium; *tr* Triquetrum. Rechts: Linker Fuß. *c* Calcaneus; c_1, c_2, c_3 Ento-, Meso-, Ectocuneiforme; *cb* Cuboid; *f* Facette für Tibula; *ft* Foramen tali; *t* Talus; *tt* Tibiale tarsi.

als +Pantolambda, da die oberen Molaren trituberkulär bis quadrituberkulär sind und noch keine Umformung der Außenhöcker zu einem Ectoloph zeigen, sondern als Höcker entwickelt sind. Die oberen und unteren P sind auffallend groß, mit dominierender Hauptspitze und kleinerer Nebenspitze im P 4. In den oberen M ist die Entstehung des Hypocons aus dem Cingulum sehr gut zu beobachten, in den unteren M ist der Anschluß des Talonids an das primäre Trigonid gleichfalls sehr klar zu sehen, wie das Gebiß von +*Conacodon* Matth. aus den Puerco Beds zeigt.

Die Familie der +**Coryphodontidae** wurde früher als eine selbständige Unterordnung (+Pantodonta) den die Unterordnung +Dinocerata bildenden +Dinoceratiden gegenübergestellt. Seitdem jedoch der enge Zusammenhang zwischen einzelnen Arten der Coryphodontiden und der Dinoceratiden festgestellt worden ist, empfiehlt es sich, die Unterscheidung in Unterordnungen fallen zu lassen, um dadurch den engen genetischen Zusammenhang zum Ausdruck zu bringen.

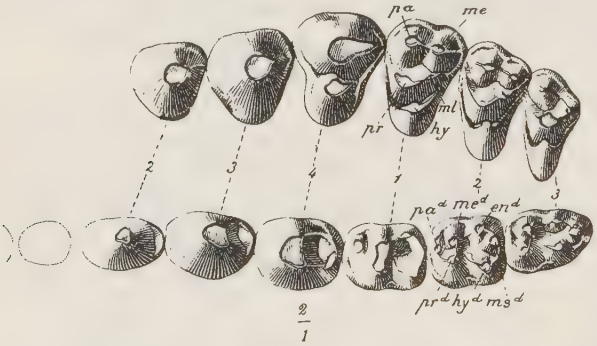


Fig. 482.

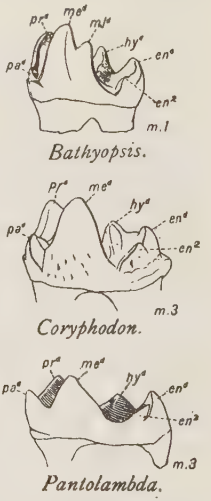


Fig. 483.

Fig. 482. Conacodon entoconus, aus dem basalen Eocän Nord-Amerikas. Obere und untere Zähne, $^2/_1$ nat. Gr. Nach H. F. Osborn.

Fig. 483. Die phylogenetische Entwicklung der rechtsseitigen unteren Molaren im Stamme der Coryphodontidae. Die drei Zähne sind in der inneren Seitenansicht dargestellt. Besonders auffallend ist die Höhenzunahme der Höcker (*m 1* erster Molar; *m 3* dritter Molar). Nach H. F. Osborn. 1 Pantolambda, Torrejon Beds (Basaleocän). 2 Coryphodon, Wasatch Beds (Untereocän). 3 Bathyopsis, Wind River Beds (oberes Untereocän).

Der Vertreter der +Coryphodontiden, +*Coryphodon* Owen, ist sowohl durch gut erhaltene Reste aus Nord-Amerika (Untereocän: Wasatch Beds und Wind River Beds von Wyoming, Neumexiko und Colorado) als auch aus dem Untereocän von England, Nordfrankreich und Belgien bekannt.

Bei +Coryphodon ist der Raubtiercharakter des Pantolambdaschädels noch immer ausgeprägt; er ist im Verhältnisse zum Rumpf sehr groß und fällt durch die breite, schräg abfallende Stirne und den Mangel einer starken Sagittalcrista auf. Während bei den +Dinoceratiden s. s. der Schädel durch die starken, paarig ausgebildeten Knochenzapfen ein sehr bezeichnendes Aussehen erhält, sind bei +Coryphodon testis Cope nur oberhalb der Augenhöhlen die Frontalia zu einem Buckel auf-

getrieben. Das Gehirn von +Coryphodon war außerordentlich klein, was überhaupt für die ganze Gruppe der +Amblypoda Regel ist. Die Gliedmaßen zeigen verschiedene Anpassungstypen; während einige Arten einen proboscidierartigen Bau von Hand und Fuß aufweisen, sind bei anderen, wie bei +Coryphodon anax Cope (I, Fig. 114), wahrscheinlich infolge spezieller Anpassung an das Leben im Sumpfgelände, die bei den Vorfahren bereits digitigrad gewordenen Gliedmaßen wieder sekundär plantigrad geworden [H. F. Osborn]. Auffallend ist die Länge des Halses und die sehr geringe Höhe der Neurapophysen, was nach W. B. Scott für eine aquatische Lebensweise spricht.

Die +**Dinoceratidae** stellen die nächst höhere Spezialisationsstufe eines Entwicklungsprozesses dar, dessen Vorstufe von den +Coryphodontiden gebildet wird. Das hervorragendste Merkmal besteht in der Gestalt des Schädels, der sechs Paare knöcherner Protuberanzen trägt: das erste auf den Nasenbeinen, das zweite auf den Supramaxillaria oberhalb der mächtig entwickelten und mit scharfen Schneiden versehenen Eckzähne, das dritte auf den Parietalia. Die Beschaffenheit dieser Schädelzapfen beweist, daß sie nicht von einer Hornscheide umhüllt gewesen sein können, sondern nur von Haut bedeckt waren, ebenso wie die der Giraffen. Das Schädeldach war breit und wannenförmig vertieft, eine Eigentümlichkeit, die sonst bei keinem anderen Säugetier beobachtet worden ist. Der Hirnraum war, wie O. C. Marsh gezeigt hat (I, Fig. 116), außerordentlich klein. Die Wände der Hirnhöhle waren sehr dick, aber zum Teil mit großen Luftzellen erfüllt. Die Praemaxillaria waren rudimentär und die oberen Schneidezähne verloren gegangen, während die unteren I klein waren und mit dem ebenso wie die I gestalteten unteren C zusammen das untere Vordergebiß bildeten. Der große, säbelförmige, in der Form etwas an den Canin von +Machairodus oder +Smilodon erinnernde, aber nicht an den Kanten geschärfte obere Eckzahn lag einem nach unten ausgezogenen Lappen des Unterkiefers auf, auch eine an den Unterkiefer der +Machairodontinen erinnernde Erscheinung. Die Eckzähne des Oberkiefers waren bei den Männchen stärker entwickelt als bei den Weibchen. Ebenso unterschieden

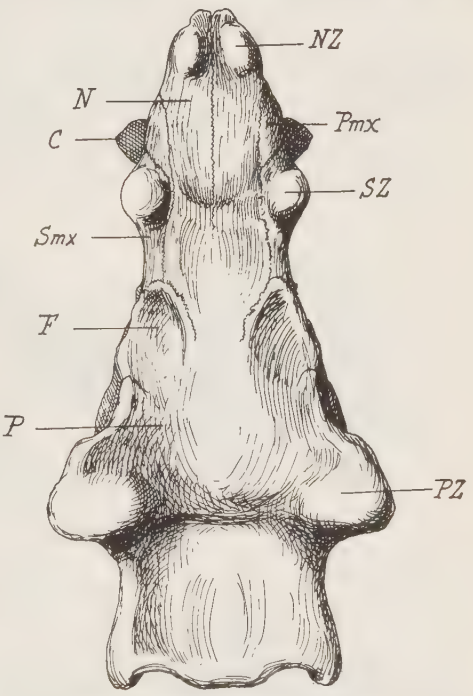


Fig. 484. Uintatherium mirabile Marsh. Mitteleocän (Bridger Beds) von Wyoming. Schädel von oben gesehen. *NZ* Nasalzapfen; *SZ* Supramaxillarzapfen; *PZ* Parietalzapfen; *N* Nasale; *Pmx* Praemaxillare; *Smx* Supramaxillare; *F* Frontale; *P* Parietale; *C* Caninus. $^1/_8$ nat. Gr. Nach O. C. Marsh.

sich auch die Weibchen von den Männchen durch eine viel schwächere Ausbildung der sechs Schädelzapfen. Die oberen P und M sind von ziemlich gleichem Bau und bestehen aus zwei Querjochen, die sich in V-Form aneinanderschließen und, was eine einzig dastehende Erscheinung unter den Ungulaten darstellt, nach außen divergieren. Die oberen M unterscheiden sich von den oberen P durch den Besitz eines kleinen Schmelzpfeilers an der Hinterwand des Nachjoches unweit der Vereinigungsstelle desselben mit dem Vorderjoch. Das Skelet ist im allgemeinen sehr elefantenähnlich, die Hände größer als die Füße und die Arme stärker als die Hinterbeine. Auch das Becken ist fast ebenso wie das der Elefanten gebaut, so daß wir für die +Dinoceraten eine elefantenartige, das ist säulenartige Gliedmaßenhaltung anzunehmen haben. W. B. Scott hat die Vermutung ausgesprochen, daß +*Uintatherium* wie die modernen Elefanten haarlos

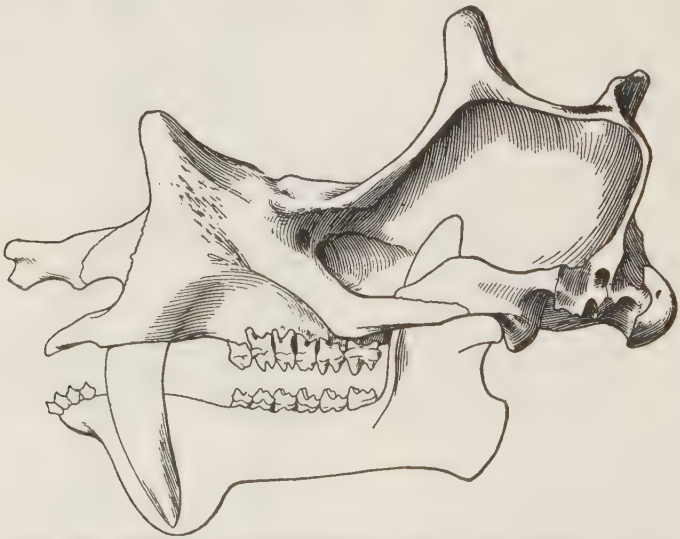


Fig. 485. Schädel von Uintatherium alticeps. Nach W. B. Scott.

gewesen ist. Wie bei den +Coryphodontiden fehlt ein Foramen entepicondyloideum, Trochanter tertius und freies Centrale carpi. Die größten Arten gehörten der Gattung +*Loxolophodon* Cope an und erreichten bei etwa 4 m Körperlänge eine Schulterhöhe von 2 m.

Die Gruppierung der +Amblypoda (+Dinocerata) ist sonach folgende:

1. Familie: +Periptychidae.

Gebißformel: vollständig. Ahnenformen der Amblypoden, nur aus dem Paleocän von Nord-Amerika bekannt. +Periptychus rhabdodon Cope die wichtigste Art, ferner +*Ectoconus*, +*Conacodon*, +*Haploconus*, +*Anisonchus*, +*Hemithlaeus*, alle in den Puerco Beds und Torrejon Beds.

2. Familie: +Pantolambdidae.

Gebißformel: vollständig. Nur im Paleocän Nord-Amerikas. +*Tianoides* (Fort Union Beds, tiefstes Paleocän Nord-Amerikas) ist als der

primitivste Vertreter dieser Familie und damit der ganzen Ordnung zu betrachten. Im Paleocän von Neumexiko und Montana: +*Pantolambda*.

3. Familie: +Coryphodontidae.

Gebißformel: vollständig. Im Untereocän Europas und Nord-Amerikas. +*Coryphodon* (zahlreiche Arten im Untereocän Nord-Amerikas und zwei Arten, C. eocaenus Owen und C. Oweni Hebert in England, Nordfrankreich und Belgien). Die anderen hierher zu stellenden Gattungen unvollständig bekannt.

4. Familie: +Dinoceratidae.

Wohl am besten mit der vorhergehenden Familie zu vereinigen, da +Coryphodon nur die Vorstufe dieser Gruppe darstellt; durch die Gattung +*Bathyopsis* im Untereocän Nord-Amerikas mit dem erst in der mittleren Abteilung der Bridgerformation (Mitteleocän) auftretenden echten Dinoceratiden verknüpft. Zwischenformen zwischen +Bathyopsis

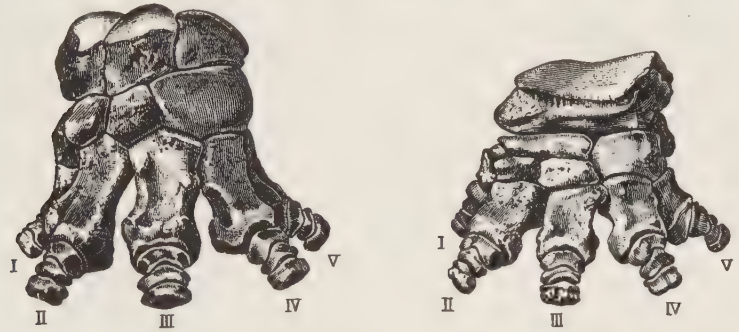


Fig. 486. A Hand, B Fuß von Uintatherium aus dem Mittel- und Obereocän Nord-Amerikas. Nach O. C. Marsh.

und +*Uintatherium* noch unbekannt. +Bathyopsis und +*Elachoceras* (Bridger Beds) haben sehr schwach ausgebildete Schädelzapfen, diese nehmen erst bei +Uintatherium an Größe zu (Mittel- und Obereocän Nord-Amerikas) und erreichen bei der Gattung +*Loxolophodon* (= Tinoceras) das Extrem ihrer Ausbildung. +*Eobasileus* (Obereocän von Utah und Wyoming) ist der letzte Vertreter der Dinoceratiden.

V. Unterordnung: +Litopterna.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Die +Litopterna bilden einen Stamm der Ungulaten, der sich selbständig in Süd-Amerika aus im unteren Eocän dorthin eingewanderten +Protungulaten nordamerikanischer Herkunft entwickelt, seine Blütezeit im Miocän Patagoniens erreicht hat und im Plistocän, also nach der Wiederherstellung der Landbrücke zwischen Nord- und Süd-Amerika im mittleren Pliocän, wieder erloschen ist, ohne jemals Süd-Amerika verlassen zu haben.

Die ältesten Vertreter dieser Gruppe, die sich in den untereocänen Notostylopsschichten (= Casa Mayor-Formation) gefunden haben, stehen

den nordamerikanischen Protungulata aus der Familie +Phenacodontidae noch so nahe, daß sie auch mit dieser ohne Bedenken vereinigt werden könnten. Ähnliche Fälle treten uns ja stets entgegen, wenn es sich um die Einreihung von primitiven Anfangsgliedern einer Familie in die Stammgruppe derselben handelt und werfen ein Streiflicht auf die Schwierigkeit der systematischen Gruppierung, wenn sich die Lücken der Stammesgeschichte zu schließen beginnen. Diese ältesten +Litopterna werden in der Familie +**Bunolitopternidae** (= Didolodidae) zusammengefaßt und unterscheiden sich von den +Phenacodontiden nur durch die Kleinheit der C und den Mangel der schon bei den +Phenacodontiden zu beobachtenden Diasteme der Zahnreihen.

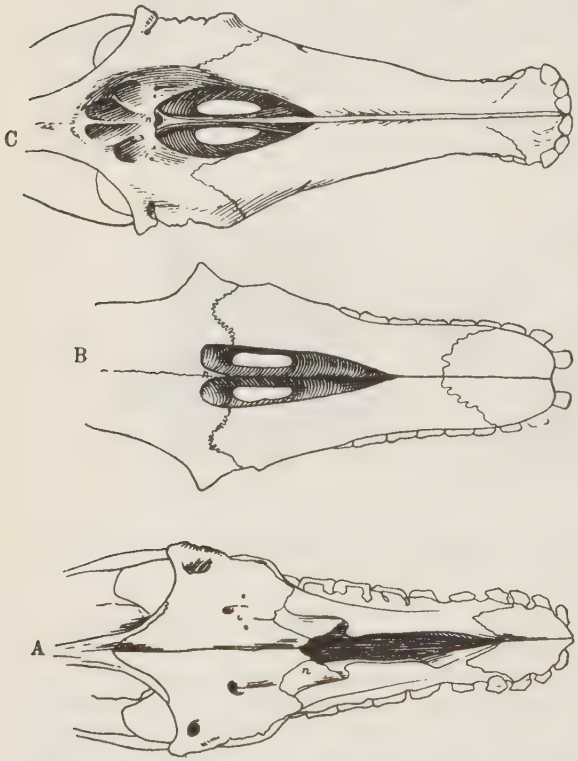


Fig. 487. Schädel von oben gesehen, von A Theosodon; B Scalibrinitherium; C Macrauchenia. Nach Burmeister, aus W. B. Scott.

Die beiden anderen Familien der +Litopterna, die +**Macraucheniidae** und die +**Proterotheriidae**, sind durch zahlreiche, zum Teile in vollständigen Skeleten bekannten Gattungen vertreten. Nur die +Macraucheniidae lebten noch in der Plistocänzeit und sind sowohl aus den Pampaslehmen wie von Tarija in Bolivien, ferner aus brasilianischen Höhlen bekannt geworden. Wir verdanken aus letzter Zeit namentlich W. B. Scott, I. Sefve und Fr. B. Loomis wertvolle Erweiterungen unserer Kenntnisse von diesen Formen, unter denen die sehr eigenartig spezialisierte Gattung +Macrauchenia die wichtigste ist. Die ersten, von Charles Darwin 1834 entdeckten Reste hatte Richard Owen 1840 beschrieben und sie zu den Perissodaktylen gestellt. Erst später erkannte man die selbständige Stellung von +Macrauchenia, um die sich dann weitere Gattungen gruppierten.

+*Macrauchenia* Owen, das die Größe eines Kamels erreichte, war ein verhältnismäßig hochbeiniges Tier mit dreifingerigen Händen und dreizehigen Hinterfüßen; die Unterarme und Unterschenkel waren im Verhältnisse zu Humerus und Femur sehr lang, der Schwanz kurz, der Hals lang. Die auffallendsten Besonderheiten zeigt jedoch der Schädel. Die

Nasenöffnungen sind weit hinter den Halbierungspunkt der Schädellänge zurückgeschoben und an ihrer Hinterseite von zwei großen, mittleren Gruben und beiderseits derselben von je einer kleineren seitlichen, langgestreckten Grube begrenzt. Schon H. Burmeister hat diese Gruben als Muskelansatzstellen gedeutet, hat aber damit die unrichtige Vorstellung verbunden, daß + Macrauchenia einen langen Rüssel besessen haben müsse. Für eine solche Annahme liegt jedoch, wie I. Sefve (1923) hervorhebt, kein Grund vor. Sefve betrachtet die vier Gruben hinter den Nasenöffnungen als Drüsengruben und begründet diese Auffassung damit, daß die Gruben in direkter Verbindung mit dem Nasengang stehen. Eine solche Verschiebung der Nasenöffnungen nach hinten ist ein Merkmal aquatischer Wirbeltiere, worauf O. Abel (1914) aufmerksam gemacht und daraus den Schluß auf eine aquatische Lebensweise von + Macrauchenia gezogen hat. Diese Ansicht hat durch die Untersuchungen von I. Sefve (1914 und 1923) eine Stütze erfahren, da dieser zeigte, daß die Extremitäten von + Macrauchenia besonders für das Gehen auf sehr weichem, sumpfigem Boden in ähnlicher Weise wie die des Elches angepaßt waren. Zu den sonstigen Merkmalen des Schädels gehört vor allem das Vorhandensein von zwei Temporalleisten auf dem in der Mitte eine breite, flache Decke bildenden Schädeldach.

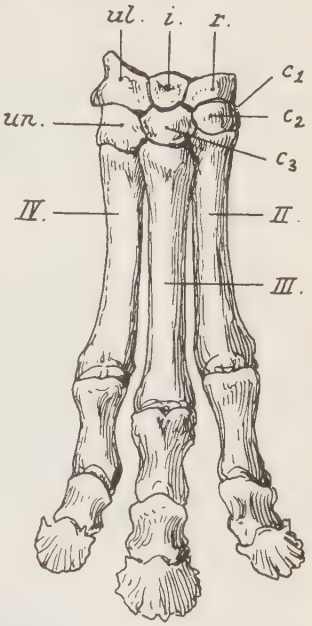


Fig. 488. Macrauchenia patagonica Owen. Plistocän (Pampaslöß) Argentiniens. Rechter Vorderfuß, verkleinert. *ul* Ulnare; *i* Intermedium; *r* Radiale; c_1 Trapezium; c_2 Trapezoid; c_3 Magnum; *un* Unciforme; *II*, *III*, *IV* 2., 3., 4. Metacarpale. Auf Grundlage einer Originalzeichnung von P. Gervais rekonstruiert von O. Abel.

Das Gebiß von + Macrauchenia ist vollzählig wie das aller übrigen Gattungen der + Macraucheniiden, und das Vordergebiß geht allmählich, da der Eckzahn nicht vergrößert ist, in den Backenzahnabschnitt über. Bei den älteren Gattungen wie bei + Theosodon aus dem Miocän Patagoniens ist dagegen der Eckzahn größer als seine Nachbarzähne, so daß die Uniformität der Zähne bei + Macrauchenia als eine sekundäre erscheint. Die Backenzähne, besonders die oberen M, zeigen einen W-förmigen Ectoloph, an den sich nach innen zu zwei Innenhügel und zwei Zwischenhügel anlegen, während der Vorderrand und Innenrand von einem stark entwickelten Basalband umrahmt wird. Bei der Abkauung entsteht eine sonderbare Kronenfigur, so am $M^{\frac{1}{2}}$ mit vier tütenförmig vertieften Gruben. Die oberen I sind meißelförmig,

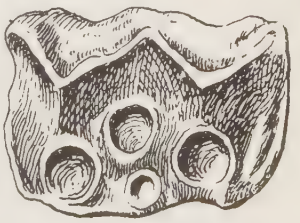


Fig. 489. Macrauchenia patagonica Owen. Plistocän des Tarijatales in Bolivien. Linker oberer $M^{\frac{1}{2}}$, von der Kaufläche gesehen, in nat. Gr. Nach M. Boule und A. Thévenin.

schließen dicht aneinander und zeigen eine Einfaltung des Schmelzes, so daß bei der Abkauung eine „Marke" wie in Pferdezähnen entsteht.

Während bei +Macrauchenia infolge der weitgehenden Verschiebung der Nasenöffnung nach hinten die Nasenbeine, ähnlich wie bei den Sirenen und Walen, rudimentär geworden sind, sind dieselben bei der Gattung +*Theosodon* Amegh. aus dem Miocän Patagoniens viel größer, wenn auch schon hier sichtlich reduziert, da bei dieser Gattung die Verschiebung der Nasenöffnung nach hinten begonnen hat. Ein Zwischenglied zwischen +Theosodon und +Macrauchenia ist +*Scalabrinitherium* Amegh. aus dem Pliocän Argentiniens, aber hier sind die Nasenbeine bereits zu winzigen Rudimenten verkümmert [W. B. Scott].

Hand und Fuß von +Macrauchenia waren funktionell dreistrahlig, doch sind noch bei +Macrauchenia Rudimente des ersten und des fünften Metapodiums vorhanden. Der Carpus von +Macrauchenia erscheint serial, ohne aber dem echten serialen Typus zu entsprechen; Carpale III (Magnum) hat Gelenkverbindungen mit sämtlichen Knochen der proximalen Carpalreihe und das Intermedium hat außer den Gelenkflächen gegen Radiale und Ulnare nur eine Gelenkfläche gegen Carpale III. Dies ist dadurch bedingt, daß Radius und Ulna von ungefähr gleicher Stärke sind und sich der Druck auf die Carpalia in der geschilderten Weise ausgewirkt hat.

Fig. 490.

Fig. 491.

Fig. 490. Schädel von Thoatherium, aus der Santa-Cruz-Formation. Nach W. B. Scott.

Fig. 491. Linker Fuß von Thoatherium. *As* Astragalus; *Cal* Calcaneus; *Cb* Cuboid; *Cn*^{3} laterales Cuneiforme; *N* Naviculare. Nach W. B. Scott.

Die dritte Familie ist die der +**Proterotheriidae.** Sie erscheinen zuerst im oberen Oligocän Patagoniens und sterben mit +*Epitherium* Amegh. im oberen Pliocän des Monte Hermoso in Argentinien aus.

Der Schädel erweist sich in der Nasalregion als normal. Das Gesamtbild hat eine entfernte Ähnlichkeit mit dem des Oreodontidenschädels, doch unterscheiden sich die +Proterotheriiden durch eine von den nordamerikanischen +Oreodontiden ganz verschiedene Spezialisation des Gebisses, weil bei ihnen die oberen I mit Ausnahme eines nagezahnartigen I verloren

gegangen sind; auch der obere C ist verloren gegangen und seine Stelle von dem vordersten P eingenommen worden. Im Unterkiefer sind zwei I und der C vorhanden. Obere und untere Backenzahnreihe vollständig. Alle Backenzähne brachyodont, obere M mit W-förmigem Ectoloph, zwei Innen- und zwei Zwischenhöckern, untere M sehr denen gewisser Perissodaktylen (z. B. +Chalicotheriiden, +Titanotheriiden) gleichend, aus zwei mit einem Knöpfchen aneinanderstoßenden Halbmonden bestehend. Gliedmaßen ursprünglich dreizehig, aber nur die Mittelzehe funktionell, Seitenzehen rudimentär, Endphalangen im Hufe endend, sehr pferdeähnlich. Bei +*Thoatherium* Amegh. sind die Seitenzehen bis auf sehr kleine Rudimente der Metapodien, die sich als kurze Griffel seitlich an die distale Tarsaliareihe anlegen, verloren gegangen. Bei +Thoatherium sind Ulna und Fibula reduziert, aber bei weitem nicht so stark als bei monodaktylen Equiden, und beide Knochen bleiben immer frei, während sie bei den Equiden verwachsen. Größe von +Thoatherium ungefähr die von +Mesohippus aus dem nordamerikanischen Mitteloligocän.

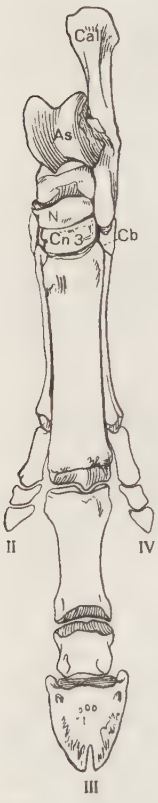


Fig. 492. Linker Fuß von Diadiaphorus. *As* Astragalus; *Cal* Calcaneus; *Cb* Cuboid; Cn_3 laterales Cuneiforme; *N* Naviculare. Nach W. B. Scott.

Die Stellung der +**Adiantidae** im System ist ganz unsicher. Obwohl es möglich ist, daß auch sie einen Zweig der +Litopterna bilden, mögen sie hier nur flüchtige Erwähnung finden. Die Gliederung der +Litopterna ist daher folgende:

1. Familie: +**Bunolitopternidae.**

Untereocän bis Oligocän (Astraponotusschichten Patagoniens). — +*Didolodus* Amegh. (Untereocän am besten bekannt. Ob die Gliedmaßen der dieser Familie einzureihenden Gattungen noch fünfzehig waren, ist noch zweifelhaft.

2. Familie: +**Macraucheniidae.**

Wahrscheinlich aus den Bunolitopternidae hervorgegangen. Jedenfalls stehen die Gattungen *Lambdaconus*, *Oroacrodon* Amegh. usw. den Macraucheniidae so nahe, daß sie dieser Familie einzureihen sind und beweisen, daß die Abzweigung von der Stammgruppe schon im Eocän erfolgte. Im Oberoligocän +*Protheosodon* Amegh. (Deseadoformation), im Miocän von Santa Cruz +*Theosodon*. Im Pliocän: +*Scalabrinitherium*, dem im Plistocän +*Macrauchenia* folgt (Patagonien, im Pampaslehm), im Tarijatal (Bolivien)

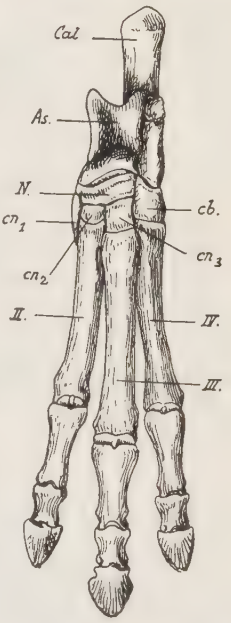


Fig. 493. Notodiaphorus crassus Loomis. Oberoligocän (Deseadoformation) von Chico del Chubut, westl. von Puerto Visser, Patagonien. Linker Hinterfuß in $^1/_2$ nat. Gr. Rekonstruiert von Fr. B. Loomis (1914), Endphalangen der 2. und 4. Zehe ergänzt von O. Abel (1927).

und in Knochenhöhlen Brasiliens, dorthin wahrscheinlich von Raubtieren verschleppt.

3. Familie: +Proterotheriidae.

Der Schädel ist in seinem Gesichtsabschnitte nicht so stark verlängert wie bei den +Macraucheniiden. Die Augenhöhlen sind hinten durch eine Brücke abgeschlossen, wie der Schädel von +*Diadiaphorus* Amegh. zeigt. Alle Zähne sind brachyodont. Gliedmaßen ursprünglich tridaktyl, bei den jüngeren Gattungen funktionell monodaktyl, Seitenfinger und -zehen bei +Diadiaphorus noch bis zu den Endphalangen vorhanden, aber bei +Thoatherium bis auf kleine Rudimente der Metapodien verloren gegangen, wobei nicht, wie bei den Equiden, eine Verlagerung der seitlichen Carpalia auf das mittlere Metacarpale stattfand, sondern das letztere allein mit dem Magnum in Artikulation verharrte. Die Endphalangen waren als Hufe entwickelt und bei +*Thoatherium* Amegh. sehr pferdeähnlich. Die am höchsten spezialisierte Gattung ist +Thoatherium aus den miocänen Santa Cruz-Schichten. +Diadiaphorus lebte im Miocän und Pliocän Patagoniens, ebenso +*Proterotherium* Amegh. Die ersten +Proterotheriiden sind aus dem Oberoligocän Patagoniens bekannt (+*Eoproterotherium*), nach Fr. Loomis ein Vorläufer von +Proterotherium, ferner +*Deuterotherium*, ein Vorläufer von +Thoatherium und +*Notodiaphorus*, ein Vorläufer von +Diadiaphorus. Der Hinterfuß von +Notodiaphorus zeigt, daß er funktionell tridaktyl war, wobei zu beachten ist, daß die Metacarpalia ziemlich stark divergieren und sich daher verschieden von denen der dreizehigen Pferde verhalten. Endphalange des Mittelfingers von +*Notodiaphorus* auffallend klein.

XVII. Ordnung: Tubulidentata.

(Orycteropodidae Auct.)

In dem Abschnitt über die Edentata gab eine kurze historische Übersicht über deren Taxonomie die Erklärung, warum denselben in der ersten Auflage dieses Buches, die Orycteropodidae eingereiht wurden. Gleichzeitig aber auch, warum diese damals bereits gegenüber den Ordnungen der Pholidota und Xenarthra zu einer eigenen Ordnung der Tubulidentata erhoben wurden. Diese drei Ordnungen wurden aber damals noch zu der höheren genealogischen Einheit der Edentata vereinigt.

Diese Einheit meine ich jetzt, wie bereits auf S. 172 auseinandergesetzt wurde, wenigstens für die Tubulidentata aufheben zu müssen. Wenn wir ihnen dabei einen Platz in der Nähe des Stammes der Ungulaten anweisen in der Annahme, daß sie diesen genealogisch am nächsten stehen, so tun wir diesen Schritt allerdings nur zögernd. Er wird seine Begründung, wenigstens seine Erklärung finden in der nachfolgenden Besprechung dieser Ordnung.

Diese Ordnung wird nur durch das einzige Genus Orycteropus vertreten, das ausschließlich in Afrika lebt und von Ameisen und Termiten sich nährt. Es sind Tiere, die von den holländischen Kolonisten des Kaplandes den Namen Aardvarken (Erdschwein) erhielten, da sie in Größe einem Schweine ungefähr gleichkommen, mit Borsten behaart sind und in

der Erde graben. Weiter geht die sehr entfernte Ähnlichkeit aber nicht. Im äußeren Körperbau fallen dagegen die in ihrer Form einzig dastehende röhrenförmige Schnauze (s. unten) und die großen Ohren sofort auf. Ferner als primitive Merkmale der gewölbte Rücken und das Verhalten des stark zugespitzten Schwanzes, der mit auffallend umfangreicher Basis allmählich aus dem Rumpfende sich erhebt. Er unterstützt die Fähigkeit der Tiere, sitzende Haltung auf den Hinterbeinen anzunehmen und Umschau zu halten. Das Graben geschieht vermittelst großer sogenannter Scharrkrallen, teils um Termitenhaufen zu öffnen, teils um Höhlen zu graben, in denen sie sich tagsüber verbergen.

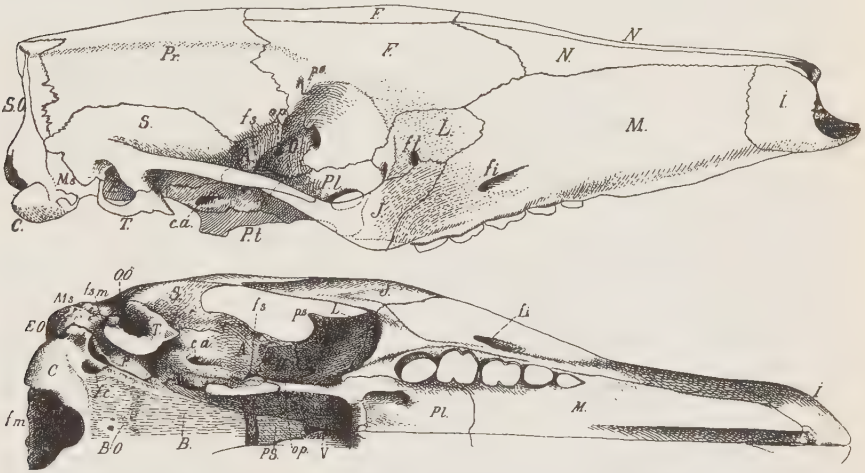


Fig. 494 und 495. Orycteropus capensis. Schädel von der Seite und von unten in ½ nat. Gr. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *ca* Foramen ovale; *Eo* Exoccipitale; *F* Frontale; *pc* Foramen condyloideum; *fi* Foramen infraorbitale; *fl* Foramen lacrymale; *fm* Foramen magnum; *fs* Foramen sphenoideum + For. rotundum; *fsm* Foramen stylomastoideum; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *OÖ* Ohröffnung; *op* Foramen opticum; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *po* resp. *ps* Processus postorbitalis; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *So* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *V* Vomer.

Ihr Haarkleid erfuhr zweifelsohne Rückbildung. Embryonal tritt es in Gruppen von 4 bis 5 Follikeln auf, von denen der mittelste der größte ist. Im erwachsenen Tier finden sich hiervon noch Spuren als Reihen von 3 oder 4 Borsten, die mit einzelnen feinen Haaren eine Gruppe vertreten [de Meijere]. Wie solches auch anderwärts bei gut behaarten Tieren auftreten kann, fand ich bei einem 30 cm langen Embryo an der Außenfläche des Handgelenkes eine Art Haarbürste, desgleichen unter dem hinteren Augenwinkel. Hierzu gesellen sich später reichlichere Vibrissae oberhalb und unterhalb des Auges, in der Medianlinie zwischen den Unterkieferästen und längs der starkgebogenen unterständigen Mundöffnung. Letztere wird überragt von der aufgeworfenen, etwas rüsselartigen, beweglichen Schnauze, die reichlich behaart ist mit Ausnahme der eigentlichen Endscheibe, in deren Zentrum die vertikalen, schlitzförmigen, verschließbaren Nasenlöcher liegen, von einem Kranz von Haaren umstellt. Ein Os nariale

(I, S. 85) fehlt; wie es scheint, ist aber ein Rüsselknorpel vertreten; jedenfalls sind die Alinasalknorpel stark entwickelt zum Ansatz der naso-labialen Muskulatur.

Am genannten Embryo fand ich große alveoläre Drüsen, die in die Haarfollikel ausmünden, und lange, stark gewundene tubulöse Drüsen, die später zurückgebildet sind. Analdrüsen fehlen. Den von Jäger entdeckten Drüsensack jederseits von der Clitoris hat Pocock auch beim Männchen an der Wurzel des Penis zurückgefunden. Von Zitzen kommen zwei bauchständige und zwei inguinale vor.

Der in seinem Gesichtsteil röhrenförmig gestreckte Schädel zeichnet sich aus durch die Ausdehnung des facialen Teiles des Lacrymale, welcher das Foramen lacrymale enthält; ferner durch die geringe Größe der Intermaxillaria, welche durch die bedeutende Entwicklung der Maxillaria und die proximalwärts verbreiterten Nasalia von den Frontalia ganz getrennt sind. Sie sind aber immerhin weit größer und jedenfalls von ganz anderer Form als bei den Pholidota und Xenarthra. Ihre geringe Ausbildung steht unter dem Einfluß der Rückbildung der Incisivi. Orycteropus unterscheidet sich ferner von den Edentata durch das vorübergehende Auftreten eines Interparietale. Die Parietalia verschmelzen früh zu einem umfangreichen Knochen, der jederseits an das Orbitosphenoid und Alisphenoid grenzt. Ersteres wird vom Foramen opticum durchbohrt. Zwischen ihm und dem Alisphenoid liegt die Fissura sphenoidalis und das Foramen rotundum, die zu einem Loch vereinigt sind. Das Alisphenoid ist ein umfangreicher Knochen, der in seinem hinteren Teil das Foramen ovale für den 3. Ast des Trigeminus enthält und sich nach Art der Marsupialia an der Bildung des Bodens oder der dorsalen Wand der Trommelhöhle beteiligt. Diese ist von denkbar einfachster Konstruktion insoweit ihre übrigens membranöse ventrale Wand ausschließlich gebildet wird durch das Tympanicum: ein fast horizontal liegender, dicker, nach außen unvollständiger Ring. Sein vorderes, verbreitertes Ende grenzt an das Squamosum, unmittelbar hinter der weiten Fossa glenoidea; sein spitz zulaufendes, hakig gebogenes hinteres Ende bleibt frei, insoweit es nicht an das Tympanohyale stößt. Hier grenzt es an das offen zutage liegende Mastoid, das seinerseits hinterwärts durch Exoccipitale und Supraoccipitale begrenzt wird. Man hat dem Verlauf der Carotis interna einigen diagnostischen Wert zuerkannt, insofern das Foramen caroticum das Basisphenoid durchbohrt, wie bei Marsupialia und den Insectivora lipotyphla. Wir sahen aber früher, daß dies bei Tarsipes unter Marsupialia nicht geschieht, wohl aber unter Monodelphia auch bei Fledermäusen und Herpestinae. Vom Squamosum sei noch hervorgehoben, daß seit langem ein Sinus tympanicus bekannt ist, der durch ein weites Foramen pneumaticum mit der Trommelhöhle kommuniziert. Bei einer Vergleichung mit den Edentaten, bei denen diese epitympanische Nebenhöhle ebenfalls vorkommt, hat ihr Vorkommen aber taxonomisch keinen Wert, da sie auch häufig anderwärts auftritt, worin v. Kampen nur Konvergenz erblicken kann.

Der Processus postorbitalis der getrennt bleibenden Frontalia ist gut ausgebildet, desgleichen das Jugale, das mit breiter Basis an das Lacrymale und Maxillare grenzt und mit dem Processus zygomaticus squamosi einen schwachen Jochbogen bildet. Die kleine Temporalgrube, die für die verhältnismäßig schwachen Kaumuskeln keinen großen Umfang erfordert, ist in weiter Verbindung mit der Orbita. Deren Boden bilden der kleine

orbitale Teil des Lacrymale, in ausgedehntem Maße das Frontale und die vertikale Platte des Palatinum. An beide grenzt das Orbitosphenoid, woran sich dann das bereits genannte Alisphenoid fügt. Die Gaumenplatten des Palatinum haben in ihrer lateralen Ecke ein Foramen palatinum posterius und enden in der Mitte mit einem Wulst. Sie setzen sich jederseits nach hinten fort zur Verbindung mit dem Pterygoid, das bis zum Foramen ovale reicht, und umschließen damit eine Fossa mesopterygoidea.

Am Gaumendach tritt die auffällige Eigentümlichkeit, die Manis bleibend aufweist, daß nämlich der palatinale Teil des Vomer offen zutage tritt, wenigstens vorübergehend auf (I, Fig. 37). Alveolen beschränken sich im Oberkiefer nur auf die Maxillaria. Ein ausgetragenes Junge hat nach W. K. Parker deren 5 jederseits, von denen die 3 vorderen einfach sind, die hinteren durch ihre Biskuitform an die des tertiären Cetaceen Pontoplanodes erinnern.

Die Nasenhöhle soll beim Geruchsorgan besprochen werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß Broom neuerdings[1]) großes Gewicht legt auf An- oder Abwesenheit eines Mesethmoid und dabei auf das Vorkommen desselben bei den Tubulidentata gegenüber den Xenarthra und Pholidota hinweist.

Die eigentümliche Form des Unterkiefers zeigt unsere Fig. 68 in Bd. I. Er erfuhr sichtlich Reduktion in seinem horizontalen Teil, namentlich vorn, wo 4—5 Foramina mentalia Zugang geben zum Canalis mandibularis. Demgegenüber fällt auf die Höhe des aufsteigenden Astes, wobei der Proc. coronoideus den Proc. condyloideus überragt und damit an die Camelidae erinnert. Seiner schräg nach innen gerichteten Gelenkfläche entspricht die ovale untiefe Cavitas glenoidea des Squamosum. Ein Meniscus fehlt, die starke aber weite Gelenkkapsel gestattet rotatorische, mahlende Bewegungen des Unterkiefers.

So erweist sich der Schädel in allem als ein normal gebauter, der nur im Unterkiefer und den oberen Kieferknochen Erscheinungen von Rückbildungen zeigt als Folge der Rückbildung des Gebisses.

Im übrigen besitzt er vielerlei Primitives, ohne daß es ihn aber gegenüber den Edentata auffallend charakterisieren könnte; er teilt diese primitiven Merkmale mit anderen niederen Säugetieren. Am auffallendsten ist der niedrige Zustand des Tympanicum und der Trommelhöhle, an deren Aufbau sich das Alisphenoid beteiligt; das Verhalten der Carotis interna mit einem basisphenoidalen Foramen caroticum; die später zu erwähnende Arteria stapedia, welche den Stapes durchbohrt. Ferner die hohe Zahl der Ethmoturbinalia, die aber sekundär vermehrt sein könnte (Fig. 496). Primitiven Eindruck machen auch die nach hinten verbreiterten Nasalia sowie das verknöcherte Tympanohyale.

Die Wirbelsäule mit 13 thorakalen, 8 lumbalen, 6 sakralen und 27 kaudalen Wirbeln, die letzteren mit großen Hypocentra, verhält sich bezüglich der gelenkigen Verbindung ihrer Segmente durch Zygapophysen durchaus normal, oder, um die Terminologie von Gill zu gebrauchen — im Gegensatz zu den Xenarthra —, nomarthral. Mit Ausnahme des 7. Halswirbels werden die Proc. transversi von der Arteria vertebralis durchbohrt[2]).

---

1) R. Broom, Some further points on the structure of the mamm. basicranial axis. Proc. Zool. Soc., London 1927, p. 233.

2) In der neueren englisch geschriebenen Literatur wird irrigerweise das Gegenteil behauptet, indem nur die Querfortsätze des 7. Halswirbels als von der Arteria vertebralis durchbohrt genannt werden.

In Verbindung mit der Grabfunktion der Vorder-Extremität ist die Clavicula groß, hat der Humerus, der ein Foramen entepicondyloideum besitzt, ausgebildete Muskelleisten, der Vorderarm beschränkte Pro- und Supination. Ein Daumen fehlt. Scaphoid und Lunatum sind getrennt. Das Verhalten des Centrale ist vom Jungen unbekannt; beim erwachsenen Tier kommt es frei nicht vor. Es ist also wohl mit dem Scaphoid verschmolzen und stellt dessen Fortsatz dar, der gelenkig mit dem Lunatum, Trapezoid und Capitatum verbunden ist. Sonntag, der sich in den Bau des Carpus vertiefte, kommt zum Schluß, daß derselbe am ehesten dem von fortgeschrittenen +Creodonta gleiche, die an der Wurzel der Protungulata standen.

Fig. 496. Orycteropus capensis. Schädel im medianen Längsschnitt. 3/4 nat. Gr. *Mt* Maxilloturbinale; *Nt* Nasoturbinale; *II—X* Riechwülste medianer Ethmoturbinalia; *V* Vomer. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 494 und 495.

Von den Fingern ging der Pollex verloren; die übrigen nehmen von außen nach innen in Länge zu. Von den Nagelphalangen ist die III., IV. und V. einigermaßen komprimiert mit hohem longitudinalen Kamm; die II. ist breiter. Schwierig ist, wie die Nagelbekleidung zu qualifizieren sei. Abgesehen von dem mehr funktionellen Namen Scharrkrallen, wird sie bald als Huf, bald als Kralle gedeutet. Es sind ventral offene Horngebilde, die weit über die Phalange hinaus vorspringen und nur am II. Finger zugespitzt sind, an den übrigen aber gleich breit bleiben oder etwas verbreitert und abgerundet endigen. Sie fallen daher unter den Begriff von Ungulae ebensogut wie die Nagelbekleidung unserer Subungulata oder die der Camelidae. Durch die kammförmige Erhebung der Nagelphalangen erfahren sie stärkere Befestigung, um der hohen Anforderung, welche die Eröffnung der harten Termitenhügel an sie stellt, zu genügen.

Das langgestreckte Becken, dessen Symphyse trotz ihrer Länge nur durch die Schamleiste gebildet wird, verbindet sich mit drei echten

Sakralwirbeln. Die drei darauffolgenden pseudosakralen sind je nach der Art verschieden ausgiebig zu einer Knochenplatte verschmolzen, so jedoch, daß wenigstens zwei bis drei Löcher die früheren Zwischenräume zwischen den Proc. spinosi, falls auch diese verschmolzen sind, andeuten; sie verbinden sich aber nicht mit dem Ischium, dessen Hinterende vertikal stark verbreitert ist. Das Pubis hat einen kräftigen Proc. pectineus. Am Femur tritt ein Trochanter tertius auf. Die Tibia und Fibula sind an ihrem proximalen Ende verschmolzen. Letztere artikuliert nicht mit dem Calcaneus. Der Fuß ist fünffingerig und ebenso wie die Hand semiplantigrad. Beide werden nämlich mit voller Vola und Planta niedergesetzt; bei beginnender Beugung wird aber der hintere Teil der Sohlenfläche vom Boden erhoben, während die Finger in voller Länge auf ihm verbleiben bis zur definitiven Loslösung von Hand und Fuß vom Boden. Auch können die Tiere sich aufrichten und nach Art eines Hundes auf den Hinterbeinen sitzen, dann

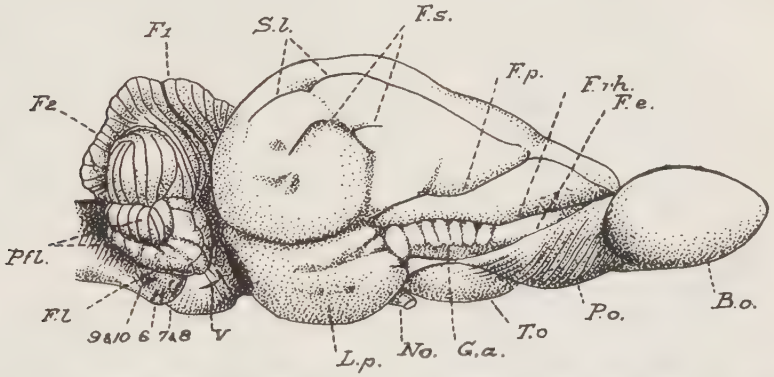


Fig. 497. Seitenansicht des Gehirns von Orycteropus. Nach Woollard. *Bo* Bulbus olfactorius; *Fe* Fissura endorhinalis; *Fl* Flocculus; *Fp* Fissura praesylvia; *Frh* Fissura rhinalis; *Fs* Fissura suprasylvia; F_1 Fissura prima; F_2 Fissura secunda; *Ga* Gyrus ambiens; *Lp* Lobus pyriformis; *No* Nervus opticus; *Pfl* Paraflocculus; *Po* Pedunculus olfactorius; *Sl* Sulcus lateralis; *To* Tuberculum olfactorium; *V* N. trigeminus; *6* Abducens; *7* u. *8* Acustico-facialis; *9* u. *10* Glossopharyngeus und Vagus.

aber auf der ganzen Planta. Der Talus besitzt ein umfangreiches Foramen tali, wie wir es auch von Marsupialia, Insectivora, Rodentia, Bradypus und nach Matthew von verschiedenen paleocänen Vertretern verschiedener Ordnungen kennen. Es ist das Merkmal eines primitiven Talus, der noch keine weitgehenden Differenzierungen erfuhr. Aus dem Bau des Talus schließt Sonntag, daß Orycteropus aus der Wurzel der +Protungulata hervorging (s. unten).

Den Nagelphalangen fehlt der von der Hand beschriebene Kamm, entsprechend der geringeren Leistung, die von den Nägeln gefordert wird, diese sind denn auch etwas schwächer und kürzer, aber breiter.

Das Gehirn, dessen erste vorzügliche Beschreibung wir G. Elliot Smith verdanken, weicht durchaus von den übrigen sogenannten Edentata ab. Cerebellum und Bulbus olfactorius liegen ganz unbedeckt. An letzteren schließen sich große Tractus olfactorii und Lobi pyriformes an. Das ganze, umfangreiche Rhinencephalon ist durch eine durchaus horizontal verlaufende Fissura rhinalis vom Neopallium getrennt. Letzteres ist nur

wenig gefurcht. Oberhalb des vorderen Teiles der Fiss. rhinalis liegt eine ansteigende Fiss. praesylvia. Gleich dort, wo sie nach vorn umbiegt, endet der sagittal verlaufende Sulcus lateralis. Unterhalb dessen hinterem Drittel liegt eine kurze dreistrahlige Fissur, die vielleicht der Fiss. suprasylvia entspricht. Auf der mesialen Seite der Hemisphäre liegt oberhalb des Corpus callosum der Sulcus corporis callosi und zwischen diesem und dem Rand der Hemisphäre der Sulcus splenialis (Fig. 497). Nach Elliot Smith ist daher die Konfiguration des Pallium analog der, die man im einfachsten Ungulatengehirn findet. Eine früher unbegründet behauptete Gleichheit mit dem Gehirn von Myrmecophaga fehlt durchaus. Auch nach Woollard, dem neuesten Bearbeiter, zeigt die einfache Furchung des Gehirns die größte Ähnlichkeit mit der der Proto-Carnivora oder Ungulaten, und zwar namentlich mit letzteren. Und vor ihm kam Palmer durch Untersuchung eines außergewöhnlich guten Abgusses der Hirnhöhle von + Anoplotherium aus den Phosphoriten von Quercy zur Überzeugung einer außerordentlichen Übereinstimmung dieses Gehirns mit dem von Orycteropus und zum Schluß, daß, wenn die Hirnanatomie von einiger systematischer Bedeutung ist, kaum bezweifelt werden kann, daß + Anoplotherium und Orycteropus aus einer gemeinschaftlichen, wenn auch notwendigerweise entfernten Vorfahrenschaft entsprangen. Das Gehirn von Orycteropus unterscheidet sich nur durch seinen stark ausgesprochenen makrosmatischen Bau. Dieser steht aber sichtbar unter dem Einfluß der Lebensweise. Orycteropus hat eben nächtlicherweile auf Insectenjagd zu gehen. Deren Erfordernissen entspricht ein Geruchsorgan, dessen hochausgebildeten zentralen Teilen die peripheren entsprechen.

Das periphere Geruchsorgan erreicht bei Orycteropus vielleicht die stärkste Entwicklung unter Säugetieren. Die Zahl der medialen Riechwülste beträgt 11. Der zweite ist außergewöhnlich lang, nur wenig kürzer als das Nasoturbinale und operkularisiert das doppelt gewundene Maxilloturbinale zum größten Teil. Infolge ihrer großen Zahl erstrecken sich die Ethmoturbinalia in geschwungener Reihe weit nach hinten, so daß die Lamina cribrosa der Oberfläche einer Halbkugel entspricht, eine in Hauptsache horizontale Lage einnimmt und die hinteren Ethmoturbinalia vertikal unter dem Bulbus olfactorius gelagert sind, ähnlich wie bei Echidna, was aber wohl nur eine sekundäre Übereinstimmung ist und Folge der enormen Ausdehnung des peripheren Geruchsorgans.

Nach Broom öffnet sich jederseits von der Papilla incisiva der Canalis naso-palatinus, der auffallend lang ist, ehe er in das Jacobsonsche Organ mündet. Er stimmt, in Abweichung von allen übrigen Monodelphia, darin mit Dasypus überein, daß er keine knorpelige Stütze vom Boden der Nasenhöhle erhält. Im übrigen weicht aber das Jacobsonsche Organ hiervon durchaus ab und nähert sich am meisten dem der Marsupialia.

Bezüglich des Gehörorgans wurde oben bereits über das Tympanicum berichtet. Es bildet, nach van Kampen, zusammen mit dem Trommelfell die äußere Wand der Trommelhöhle. Ein Entotympanicum fehlt. Die innere (obere) Wand wird geliefert durch das Promontorium des Petrosum, vorn durch das Alisphenoid. Die Trommelhöhle stellt also den denkbar einfachsten Zustand dar, der an Sirenia erinnert. Es fehlt eben auch ein Ostium tympanicum tubae, da der Hiat zwischen Petrosum und Tympanicum häutig geschlossen ist. Eine epitympanale Nebenhöhle im Squamosum ist wie bei den „Edentata" vorhanden, kommt aber auch anderwärts vor

(s. oben). Durch die Schenkel des Steigbügels zieht ein Ast der Arteria maxillaris interna. Die Zahl der Schneckenwindungen beträgt zwei. Das äußere Ohr ist von auffallender Größe, sehr beweglich und erinnert in seiner Form an das der Hasen.

Das Auge verrät nach Franz durch seinen Bau die nächtliche Lebensweise des Tieres. Aus demselben ist hervorzuheben das bereits durch Rapp erwähnte Tapetum lucidum. Ferner die starke Ausbildung der Harderschen Drüse und der Nickhaut. Unrichtigerweise ist die distale Partie des Obliquus inferior als ihr Protractor erwähnt worden, unter Angabe, daß der Retractor fehle. Derselbe ist aber als vierzipfeliger Muskel vorhanden und besorgt indirekt in gewohnter Weise das Vorspringen der Nickhaut.

Die bereits erwähnte kleine Mundöffnung hat dicke Lippen, die dem Zahnfleisch anhängen, so daß vorn ein Vestibulum oris fast fehlt. Sie gestatten aber ein Greifen der Termiten neben dieser Funktion durch die Zunge. Nach Sonntag bildet die Schleimhaut jederseits vorn auf dem Unterkiefer eine kammförmige Falte und hat der Gaumen 12 Gaumenfalten und hinter der ersten eine lange Papilla incisiva. Die lange, schmale aber flachgedrückte Zunge ist weit vorstreckbar und hat 3 Papillae circumvallatae; eine Lyssa und Sublingua fehlt ihr; sie ist das vornehmste Organ zur Aufnahme der namentlich aus Termiten bestehenden Nahrung. Sie wird zu dem Zweck eingespeichelt durch Parotis-, submaxillare und sublinguale Drüsen, von denen die beiden letzteren stark entwickelt sind.

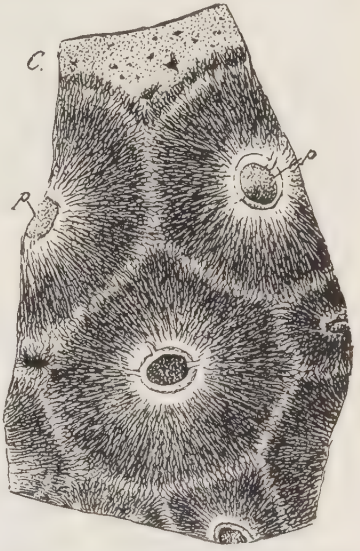


Fig. 498. Orycteropus afer. Stück eines Querschnittes durch einen Zahn. *p* Pulpa dentis, von der Kanäle ausstrahlen in je ein Zahnprisma; *c* Cementbekleidung. Nach Duvernoy.

Erhebliche Fortschritte hat unsere Kenntnis vom Gebiß seit der ersten Auflage dieses Werkes gemacht. Damals konnte, was auch heute noch gilt, festgestellt werden, daß es durch die Struktur der bleibenden Zähne von dem aller übrigen Säuger abweicht.

Es sind wurzellose, beständig wachsende, säulenförmige Zähne ohne Schmelz, aber mit einem Mantel von Zement, der auf der stark sich abreibenden Kaufläche etwas härter erscheint als das Dentin. Dieses umgibt nicht wie sonst eine Pulpahöhle, sondern besteht aus zahlreichen parallelen, regelmäßigen, sechsseitigen Prismen, was den Besitzern den Namen Tubulidentata eingetragen hat. Im Zentrum jeden Prismas findet sich eine zylindrische Höhle, welche gewissermaßen eine Verlängerung der gefäßführenden Zahnpulpa enthält. In anderer Auffassung können wir sagen, daß die Pulpa sich in zahlreiche sekundäre Pulpen zerlegt habe, deren jede ein Zentrum abgab für Dentinbildung. Wir dürfen diese vielleicht mit dem in Beziehung bringen, was man Vasodentin nennt, wie es auch in den Zähnen von Ungulaten (z. B. Tapir), auch bei Cetacea, Sirenia, †Megatherium auftreten kann. Das gefäßhaltige Bindegewebe,

das hier den Zahn durchzieht, stellt aber eigentlich doch auch nur zahllose Miniaturpulpen dar, von denen schließlich immer wieder Dentinröhrchen ausstrahlen. Im Orycteropuszahn strahlten dann diese Miniaturpulpen eben nur in vertikaler Richtung von einer basalen Zentralpulpa aus und hätten einen erheblichen Umfang erhalten. Die damals geäußerte Ansicht, daß es sich hierbei wahrscheinlich um das aberrante Reduktionsprodukt eines ursprünglich schmelzfaltigen Zahnes, der seine Schmelzbedeckung verlor, beständig wachsend und wurzellos wurde, handele, ist zweifelhaft geworden gegenüber der Erklärung Lönnbergs. Diese geht von der Tatsache aus, daß besagte Struktur für die 4 hinteren, bleibend funktionierenden, molariformen Zähne gilt, während sie bereits unregelmäßig ist in den 3 davorgelegenen kleinen griffelförmigen Zähnen, die in der Jugend mit bald abgeriebener kleiner, schneidender Krone auftreten, successiv ausfallen, der dritte zuletzt, so daß ein nicht erwachsenes Tier in jedem Kiefer noch 5 Zähne hat. Sie sind schmelzlos, wie auch die Milchzähne, von denen O. Thomas zuerst in jedem Oberkiefer 7 verkalkte mit geschlossener Wurzel nachwies; griffelförmig von Form mit Ausnahme des letzten P, der weit größer und zweiwurzelig ist mit schneidender, gezackter Krone und bereits mit einer komplizierten Struktur der Pulpa. Lönnberg fand dann 10 Milchzähne im Oberkiefer. Broom endlich kam durch Untersuchung eines Neugeborenen zu folgender Formel des Milch- und bleibenden Gebisses.

$$I\frac{1.\,2.\,3}{1.\,2.\,3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{?\,3.\,4.\,5.\,6}{1.\,2.\,3.\,4.\,5.\,6}\ M\frac{1.\,2.\,3.\,4.\,5}{2.\,3.\,4.\,5.\,6}$$

Sämtliche Milchzähne sind verkalkt. Von diesen brechen wahrscheinlich durch: oben und unten die 5 hinteren Pd, von denen aber nur der vierte

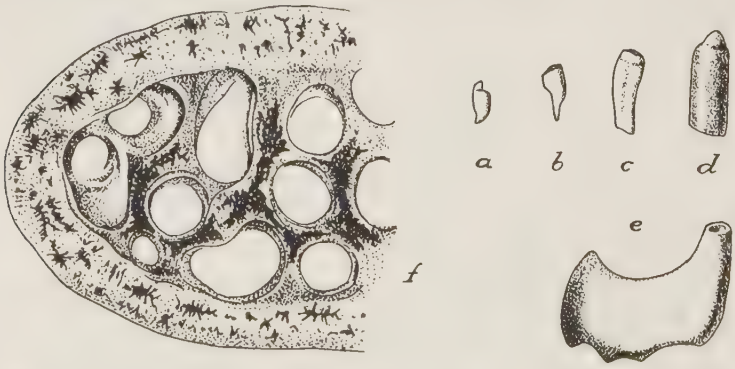


Fig. 499 a, b, c, d. Die 4 hinteren hinfälligen Zähne von Orycteropus. Nach Lönnberg. e Der hinterste Milchzahn; f im Querschnitt. Nach Thomas.

und sechste obere groß genug sind, um zeitweilig zu funktionieren. Von Ersatzzähnen finden sich im Oberkiefer der dritte bis sechste P, vielleicht auch der zweite, im Unterkiefer der zweite bis sechste P. Hinter ihnen findet sich Andeutung oben von wenigstens 4, unten von 5 Molaren.

Eine bemerkenswerte Bestätigung lieferte die Untersuchung eines Embryos, in welchem Heuser jederseits im Unterkiefer 14, im Oberkiefer 12 Milch-

zahnanlagen mit charakteristischem Schmelzorgan antraf, die sich von typischer Säugetierzahnanlage nur durch frühzeitige Atrophie des Schmelzorgans unterscheiden, wie bei Dasypus. Er kommt zum Schluß, daß einige der vorderen Milchzahnanlagen mit Bestimmtheit nicht zur Entwicklung kommen und daß die Zahl der sich entwickelnden annähernd der von Broom angegebenen Zahl gleichkommt. Auffallenderweise findet auch er, ebenso wie Thomas und Broom, die Anlage des drittletzten, namentlich aber des letzten Milchzahnes als die größten. Da ferner Thomas von einem unreifen Schädel mit Alveolen, oben für nicht weniger als 10 und unten für 8 griffelförmige Zähnchen erwähnt, wird die Formel von Broom wohl das Richtige treffen; auch seine Bemerkung, daß dieselbe nicht unähnlich ist der mancher mesozoischen Säuger. Für vollständige Übereinstimmung will ich dafür nur an + Peramus, einen Angehörigen der + Tritubercalata, erinnern.

Orycteropus hat also ein diphyodontes, heterodontes Gebiß, in welchem I und C nicht durchbrechen und ebenso wie die vorderen P ohne Ersatz bleiben und die Schmelzbedeckung bereits früh atrophiert. Sämtliche Milchzähne waren griffelförmig, mit geschlossener Wurzel und winziger Krone. Nur der letzte hatte zwei Wurzeln, ein Zustand, den sein Ersatzzahn sowie die Molaren noch auf dem Querschnitt in ihrer Biskuitform erkennen lassen. Nach Lönnberg hatten also die Vorfahren von Orycteropus einfache Zähne vom allgemeinen Typus der Säugetiere. Diese verloren ihren Wert durch die Insectennahrung, die unzerkaut verschlungen wurde. Hand in Hand mit der Ausbildung der Zunge zur Fangzunge schwanden I und C und verkümmerten die Backenzähne. Beim Annehmen der ausschließlichen Ernährung durch Termiten, deren starke Kieferbewaffnung keine lebende Einführung in den Magen zuließ, war vorherige Zermalmung derselben nötig. Dafür erhielten die Molaren, deren Krone stark reduziert war, erneuten Anstoß zum Wachstum, welcher Wurzel und Pulpa traf, ersterer dauerndes Wachstum gab und letzterer die oben beschriebene Struktur. Auf diese Hypothese werden wir unten zurückkommen. Die erbeuteten Insecten werden offenbar zuerst durch die Zähne zermahlen. Da die unteren Zahnreihen etwas innerhalb der oberen fallen und die Abschleifung der Kaufläche der oberen Zähne schräg nach unten und außen gerichtet ist, so ist die Bewegung des Unterkiefers wohl eine um seine Längsachse beschränkt rotatorische.

Der einfache Magen ist ein kurzer, tiefer Sack mit kräftiger Muscularis, die den pylorialen Teil zu einem umfangreichen kugeligen Körper anschwellen läßt. Der Darmkanal entfernt sich vom primitiven Zustand, wie er sich im einheitlichen Mesenterium noch zu erkennen gibt, nur durch die exzessive Länge, namentlich des Jejuno-Ileum, das sich daher in viele Schlingen legen muß und ungefähr 9 m Länge erreicht. Auch der Dickdarm ist bis auf ungefähr 2 m verlängert; in seinem Colon ascendens sakkuliert, das Colon transversum in Schlingen gelegt, die sich auch auf das Colon descendens fortsetzen. Ein kurzes aber ampullenartig weites Coecum ist vorhanden.

Hinsichtlich der Respirationsorgane sei zunächst die retrovelare Lage der Epiglottis erwähnt. Ihr Verhalten gegenüber den Fauces gestattet dem zerkleinerten (poltophagen) Speisebrei das jederseitige Durchgleiten in den Ösophagus, ohne die gleichzeitige Respiration zu behindern. Dies verdient hervorgehoben zu werden gegenüber dem in Bd. I, S. 286 Gesagten; denn unmittelbar nach Eröffnung eines Termitenhügels wird die Schnauze

in den tumultuarischen Schwarm desselben gebracht, werden die Termiten mit Lippen und Zunge ergriffen und durch jähe Schlingakte in den Magen befördert, während gleichzeitig die Respiration unter behinderter Luftzufuhr statthaben muß. Ferner zeigt das Kehlkopfskelet eine bemerkenswerte Annäherung an die Monotremen darin, daß nach Bender das Thyreoid noch Andeutung einer Zusammensetzung aus 2 Thyreoidbogen zu erkennen gibt. Übrigens entfernt sich der Kehlkopf weit von dem der „Edentaten". Von der Lunge gibt Sonntag an, daß die linke aus zwei, die rechte aus vier Lobi besteht, von denen einer der Lobus azygos sei.

Der Stamm der hinteren Vena cava entsteht aus zwei so ungleichen Ästen, daß man nicht berechtigt ist, von zwei postrenalen hinteren Hohlvenen zu sprechen.

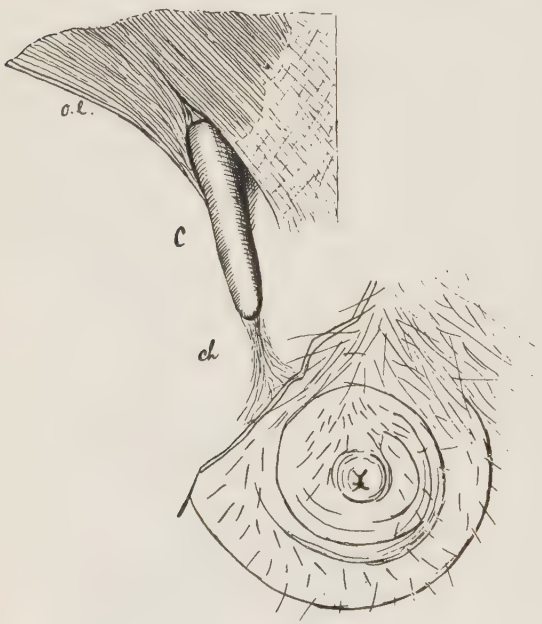


Fig. 500. Orycteropus afer. Inguinalgegend in ½ nat. Gr. Die dünnbehaarte Haut in der Umgebung der männlichen Geschlechtsöffnung ist gespart. *oe* Musculus obliquus abdominis externus; *C* Cremastersack; *ch* Chorda gubernaculi.

Die vollkommen glatten Nieren haben zwar nur eine Papille, das Becken aber hat Ausstülpungen, nach Hyrtl sechs, die sich zwischen die Pyramiden der Marksubstanz schieben.

Die Testikel liegen inguinal in einem kräftigen Cremastersack, aus dem sie, bei der weiten Kommunikation des Cremastersackes mit der Bauchhöhle, leicht in letztere zurücktreten, vielleicht außer der Brunstzeit beständig. Gegenüber der geläufigen Angabe sei hervorgehoben, daß jede Spur eines Scrotums fehlt. Die Vesiculae seminales sind auffallend groß, ebenso der Uterus masculinus. Dem kleinen Penis fehlt ein Os penis.

Der Uterus ist ein Uterus duplex: jederseits führt ein getrennter Muttermund aus der Vagina in einen Uteruskanal (I, S. 347, Fig. 265 II). Die Placenta ist zonal, mit großer Allantois, der Dottersack schwindet; ob die Placenta adeciduat ist, ist unbekannt. Nur ein Junges wird geboren.

Diagnose. Die Tubulidentata sind ungulate, semiplantigrade, spärlich behaarte, insectivore Nachttiere. Ihr Gebiß ist schmelzlos, diphyodont und heterodont; im Milchgebiß vollständig, mit 6 Prämolaren; im Ersatzgebiß stark reduziert, indem nur Prämolaren und Molaren durchbrechen. Von ersteren sind die vorderen hinfällig, nur 4 bis 5 Backenzähne sind perma-

nent mit bleibendem Wuchs und von unter Säugetieren einzig dastehender Struktur. Wirbel durch Zygapophysen in normaler Weise verbunden. Schwanz mittellang, seine dicke Basis vom Körper kaum abgesetzt. Schädel gestreckt; Intermaxillare weit getrennt vom Frontale; Nasalia proximal verbreitert; Jochbogen gut ausgebildet; überwölbt die Orbito-temporal-Grube; Foramen opticum durchbohrt das Orbitosphenoid; das große Alisphenoid beteiligt sich am Aufbau des Bodens der Trommelhöhle; deren ventrale Wand bildet das halbringförmige Tympanicum; ein Entotympanicum fehlt. Clavicula und Foramen entepicondyloideum vorhanden. Scaphoid und Lunatum getrennt. Centrale mit dem Scaphoid verschmolzen. Pollex fehlt. Femur mit Trochanter tertius. Fuß pentadaktyl. Talus mit Foramen tali. Hemisphären wenig gefurcht, lassen Cerebellum ganz unbedeckt, Neopallium klein, durch horizontale Fissura rhinalis vom großen Rhinencephalon geschieden. Peripheres Geruchsorgan makrosmatisch. Maxilloturbinale doppelt gewunden. Testikel inguinal, subintegumental; Descensus testiculorum geschieht fakultativ in einen Cremastersack. Uterus duplex. Placenta zonal, megallantoid, adeciduat (?). Unipar. Zitzen abdominal und inguinal.

Geographische Verbreitung. In der Jetztzeit ausschließlich in Afrika: vom Senegal und Kordofan bis zur Südspitze; namentlich in baumarmen, termitenreichen Gegenden. Unten werden wir sehen, daß Orycteropus aus dem Unterpliocän (Pikermifauna) von Samos, Griechenland und Persien bekannt ist. Aus der viel weiteren Verbreitung nach Ost und West der begleitenden charakteristischen Säugetierfauna schließen F. Major und Andrews, daß der Ursprung von Orycteropus ein nördlicher war, von wo er nach Afrika einwanderte. Abel (Lebensbilder) hält aber einen asiatischen Ursprung der Tubulidentata für zweifelhaft und nach Stehlin (1910) ist es fraglich, ob zur Eocänzeit ein Formenaustausch zwischen Europa und Afrika statthatte. Wahrscheinlich ist Orycteropus wohl afrikanischen Ursprungs und sein Auftreten in der unterpliocänen pontischen Fauna wohl auf Einwanderung von Afrika her zurückzuführen.

Taxonomie.

Die Tubulidentata umfassen nur das Genus Orycteropus E. Geoffr. mit den Charakteren der Ordnung. Von der zuerst von Süd-Afrika bekannt gewordenen Art *O. afer* Pall. (capensis Gm.), die sich bis zum Süden der Sahara ausdehnt, unterscheidet sich durch osteologische Verschiedenheiten *O. aethiopicus* Sundev. vom Nordosten Afrikas, *O. erikssoni* Lönnb. vom Kongo und der nordwestliche *O. senegalensis* Less. Die Speziesberechtigung von anderen Arten ist fraglich.

Vorgeschichte.

Auf die Vorgeschichte der Tubulidentata wirft die Paläontologie bisher kein weiteres Licht. Zwar wurde im Unterpliocän von Samos durch F. Major +Orycteropus Gaudryi Maj. entdeckt, von woher Andrews später ein vollkommener Schädel vorlag, dem nur die vordere Spitze fehlte

(Fig. 501) und einem Tier angehörte, etwa nur ein Fünftel kleiner als der recente O. aethiopicus Sundev., dem er am ähnlichsten ist. Von den $\frac{7}{6}$ Zähnen waren die vorderen seitlich zusammengedrückt, die hinteren glichen vollkommen denen der recenten Arten, auch in der feineren Struktur. Diese pliocäne Art, die auch aus Griechenland und Persien bekannt ist, lehrt uns also nichts außer der Tatsache, daß die Eigentümlichkeiten dieses merkwürdigen Tieres unverändert jedenfalls seit dem Unterpliocän fortbestehen. Nehmen wir mit Major und Andrews an, daß es in Afrika einwanderte, einer Ansicht, der wir uns oben nicht anschlossen, so hat es sich dort bis Madagaskar verbreitet, da von dort, aus dem Plistocän, + *Plesiorycteropus* Filh. beschrieben wurde.

Der von T. Ameghino im Miocän Argentiniens entdeckte + Scotaeops simplex Amegh. wurde von ihm den Orycteropodidae zugerechnet. Er sollte die Ansicht unterstützen, daß Afrika ehemals mit Süd-Amerika verbunden war und von dorther Tiermaterial empfing; eventuell auch die Vorfahren von Orycteropus, dessen Zusammenhang mit dem Entstehungs-

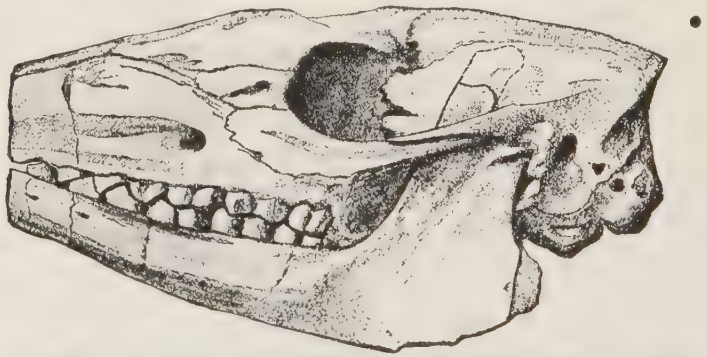


Fig. 501. Schädel von Orycteropus Gaudryi aus dem Unterpliocän von Samos; das vordere Schnauzenende fehlt. $^2/_3$ nat. Gr. Nach C. W. Andrews, 1896.

zentrum der Edentata damit verdeutlicht werden sollte. + *Scotaeops* hat sich aber später als + *Stegotherium* herausgestellt, welches Genus den Dasypodidae angehört. Demnach sind die ältesten, derzeit bekannten Reste die von + *Palaeorycteropus* Filhol aus dem Eocän von Süd-Frankreich. Falls diese wirklich alttertiären Tubulidentata angehören, lüften sie bisher nicht den Schleier über den Ursprung dieser Tiere.

Ihr Bau lehrt, daß es primitive Säuger sind. Die Kombination von Plantigradie, Foramen entepicondyloideum, Trochanter tertius, Foramen tali, Schädelbau, der in manchen Punkten an Insectivora erinnert, halbringförmiges Tympanicum, primitiver Bau der Trommelhöhle, basisphenoidales Foramen caroticum, Durchtritt der Art. stapedia durch den Stapes, Gehirnbau, Uterus duplex, Cremastersack, endlich das einzig dastehende Gebiß zeigt, daß diese Säuger sehr primitiv und konservativ sind. Es beweist dies auch der unbedeutende Unterschied des recenten Orycteropus vom früh-pliocänen Vertreter + Or. Gaudryi.

Winge meinte, daß wir die Stammform unter Insectivora zu suchen hätten, aus denen nach ihm die Edentata hervorgingen, an deren Wurzel Orycteropus stände. In der Vorgeschichte der Pholidota wurde dies näher besprochen, ebenso wie der Zusammenhang der Tubulidentata und Pholidota (S. 185).

Daß der Gehirnbau Elliot Smith, Palmer und Woollard Anlaß gab, Anknüpfung bei primitiven Ungulaten zu suchen, kam bereits auf S. 706 zur Sprache. Ich nannte in der ersten Auflage als solche die +Condylarthra, eine Ansicht; der sich auch Lönnberg anschloß, fußend auf seiner Erklärung des Gebisses. Für diese Deutung, die also auf den Stamm der Ungulaten hinweist, wäre noch ins Feld zu führen das Auftreten von Vasodentin in den Zähnen, das wir auch von Ungulaten wie Tapir und Sirenia kennen, ferner die Höhe des Astes, besonders des Proc. coronoideus der Mandibula. Auch der Bau des Carpus, des Talus, der Nagelbekleidung der Endphalangen weisen in die Richtung der +Protungulata. Ähnliche Überlegung haben wohl Versluys (1925) dazu gebracht, in dem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie" der Ordnung der Tubulidentata einen Platz in der Nähe der Ungulaten anzuweisen. Gregory, dem zwar die Ähnlichkeiten, was das Gehirn, das Gebiß und den Bau des Astragalus von Orycteropus anlangt, eher bei +Protungulata als bei Insectivora und Creodonta zu liegen scheinen, gibt die Möglichkeit einer entfernten Verwandtschaft mit +Ganodonta und Xenarthra zu. Matthew (1918) aber meint, daß Orycteropus nicht zu der „natürlichen Gruppe" der Edentata, worunter er die Pholidota und Xenarthra vereinigt, gehöre. Er möchte ihn nicht von der „Edentaten-Insectivoren-Gruppe" ableiten, eher von der „Creodonten-Condylarthren-Gruppe" primitiver Placentalia. In gleichem Sinne spricht sich Sonntag aus in seiner vor kurzem, nach seinem allzu frühzeitigen Tode erschienenen Monographie von Orycteropus. Nach Bearbeitung sämtlicher Organsysteme und deren genauer Vergleichung mit Edentata sowohl als auch mit anderen Ordnungen kommt er zum Schluß, daß die Tubulidentata aus der Basis des Stammes der +Protungulata (Condylarthra) hervorgingen, daß sie von hier aus sich weiter entwickelten in der Richtung der Ungulata im allgemeinen, mehr im besonderen in der Richtung der Hyracoidea und Proboscidea; daß sie endlich innerhalb der Ordnungen der Ungulata in die Nähe der Hyracoidea zu stellen seien.

Soweit möchte ich vorläufig nicht gehen, obwohl Anknüpfungspunkte an unsere oben besprochenen Subungulata, denen ja die Hyracoidea angehören, nicht ganz fehlen. So wies bereits van Kampen auf die Ähnlichkeit der Trommelhöhle der Tubulidentata und Sirenia, die wir ja ebenfalls den Subungulata einreihen. Oben wies ich auf Ähnlichkeit der Nagelbildung mit derjenigen der Proboscidea und im Abschnitt, der den Proboscidea gewidmet ist, erwähnte ich das Vorkommen eines Scapho-Centrale, wie wir es auch im Carpus von Orycteropus antreffen. Auch könnte ins Feld geführt werden, daß, ebenso wie bei den Subungulata, wahrscheinlicherweise auch die Wiege der Tubulidentata in Afrika stand.

Die vorausgehende Besprechung hat uns gelehrt, daß die Tubulidentata, abgesehen von adaptiven Veränderungen im exzessiv makrosmatischen zentralen und peripheren Geruchsorgan, in der Fangzunge, im Gebiß, in den „Scharrkrallen" und in der Schnauzenbildung wie diese aus der Myrmekophagie hervorgingen, im übrigen äußerst primitiv gebliebene Säuger sind, deren Organisation daher verschiedene Anknüpfungspunkte mit anderen Ordnungen primitiver Säugetiere aufweist. Wenn sie dabei genealogische Beziehungen zu den Pholidota und Xenarthra verraten, so sind diese doch so entfernt, daß sie ganz abseits stehen von Manis, von den Gürteltieren, Faultieren und Ameisenfressern und mit diesen unmöglich zu einer Ordnung der Edentata zu vereinigen sind, wie bereits auf S. 172

dargelegt wurde. Sie bilden eine eigene Ordnung, deren Genealogie wohl dem Stamme der +Protungulata am nächsten liegt.

XVIII. Ordnung: Primates.

Die Besprechung der beiden letzten großen Gruppen der Säugetiere: der Halbaffen und Affen, fordert an erster Stelle eine Erläuterung des vorstehend gebrauchten Namens „Primates". Seine Anwendung ist im Laufe der Zeit eine sehr verschiedene gewesen. Linné faßte hierunter die Affen, Lemuren, Faultiere und Fledermäuse zusammen. Nachdem die Fledermäuse und Faultiere aus diesem Verbande gelöst waren, trennten andere, wie A. Milne Edwards, die Lemuroidea (Prosimiae) von den Affen und dem Menschen und wandten nur auf letztere den Namen Primates an. Wieder andere, wie E. Selenka, verstehen unter Primates gar nur die Anthropomorphen und den Menschen. Gregory andererseits griff in seinen „Orders of Mammals" insoweit auf den Gedanken Linnés zurück, als er vorschlug, unter dem Namen Archonta, welcher Haeckels Herrentieren entspricht, als Superordo die Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera und Primates zusammenzufassen. Er wollte damit die Hypothese betonen, daß diese vier Ordnungen einen gemeinsamen Ursprung hatten, möglicherweise aus einer oberkretazeischen Familie, die in manchen Charakteren den Tupaiidae ähnelte. Die Beziehungen der letzteren zu den Primaten haben wir auf S. 113 und 116 hervorgehoben, vorläufig aber die Tupaiidae unter den Insectivora belassen, die wir nur zögernd als Ordnung eingeschätzt und ihr nicht den Wert einer Überordnung oder „genetischen Gruppe" (S. 113) gegeben haben; obwohl dadurch die Selbständigkeit der menotyphlen Insectivora gegenüber den lipotyphlen besser zum Ausdruck gekommen wäre. In den späteren Schriften Gregorys, die über Primaten handeln, begegnet man den Archonta nicht mehr.

Demgegenüber hat sich in jüngster Zeit der Terminus Primates wieder eingebürgert als Ordnungsname für Tierstämme, die trotz aller Verschiedenheit ein verwandtschaftliches Band vereinigt. Hinsichtlich dieser Ordnung gehen die Meinungen nur auseinander bezüglich der taxonomischen Verteilung ihres Inhaltes. Es handelt sich dabei um mehr als nur um eine Frage der Anordnung nach hierarchischen Rangstufen. Man will mit Recht durch die Taxonomie den näheren oder entfernteren verwandtschaftlichen Zusammenhang, die Genealogie, nach Möglichkeit zum Ausdruck bringen. Endgültig wird dies nur unter Zuziehung der Ergebnisse des paläozoologischen Studiums der eocänen Vorfahren geschehen können. Inzwischen fordern die recenten Formen eine Klassifikation. In den hierfür benötigten vergleichenden Studien spielt nun Tarsius die entscheidende Rolle. Bei ihm sind aber primitive und sekundäre Merkmale, sind Charaktere der Lemuroidea mit pithekoiden Charakteren, also solchen, die auf die Affen hinweisen, so sehr gemengt, daß die Beurteilung und Abwägung derselben sehr verschieden ausfällt. Früher wurde Tarsius einfach den Halbaffen untergeordnet. Namentlich aber unter dem Einfluß von Hubrechts Entdeckung, daß Tarsius sich in seiner Placenta den höheren Affen und dem Menschen auffallend nähere, kam man dazu, mit Gadow (1898) die Primaten in die drei Unterordnungen der Lemuroidea, Tarsioidea und Anthropoidea zu verteilen, wie namentlich Elliot Smith weiter zu

begründen versuchte. Diese Dreiteilung fand viel Beifall und letzthin noch in Sonntag (1924) einen beredten Vertreter. Eine überwiegende Rolle spielt dabei eben die Stellung, die man Tarsius zuerkennt. Sie soll später des näheren erörtert werden.

Hier sei aber gleich daran erinnert, daß bereits Winge (1895) in ihm einen Repräsentanten der Vorfahren sämtlicher Primaten sah und ihm eine dementsprechende Stellung gab. Auch Woollard (1925), der letzte Monograph von Tarsius, sagt rekapitulierend von ihm aus: „that Tarsius is a Lemur of the Lemurs and is annectant of the early eocene primitive placentals and that standing at the base of the Primate stem it reaches forth to the Simian forms and is annectant to the Anthropoidea". Da Tarsius aber gewiß keine Übergangsform ist zwischen Lemuroidea und Anthropoidea in dem Sinne, daß beide aus ihm ihren Ursprung nahmen, ist es wohl das ratsamste, ihm zur Zeit den Rang einer Unterordnung zu geben, gleichwertig mit den Halbaffen und Affen, bis weitere paläontologische Funde uns eines besseren belehren.

Die Beachtung der wichtigsten Merkmale gestattet folgende Diagnose für die als Primates zusammengefaßten Tierstämme zu entwerfen.

Die **Primates** sind plantigrade, meist arboricole, pentadaktyle Tiere, deren Nagelphalangen meist, und jedenfalls stets am Hallux, Plattnägel (Ungulae) tragen, häufig in der Form von Kuppennägeln, die seltener an einzelnen oder mehreren Digiti zu scheinbaren Krallennägeln umgebildet sind. Das Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2\,(3)}{2\,(3)}$ $M\frac{3\,(2)}{3\,(2)}$, das stets einen vollständigen Zahnwechsel hat, kann im antemolaren Teil Änderung und Reduktion erfahren. Die Molaren sind tri-, quadri- oder quinquetuberkular, die unteren auch wohl tuberculosectorial. Orbita mehr oder weniger nach vorn gerichtet, durch Orbitalring oder ausgedehnter von der Temporalgrube getrennt. Bewegung der Kiefer orthal. Peripheres und zentrales Geruchsorgan entweder mit beginnender Rückbildung, oder mäßig makrosmatisch bis mikrosmatisch; nur 4 bis 3 Ethmoturbinalia. Gehirn furchenlos mit unbedecktem Cerebellum, oder die umfangreichen Hemisphären sind furchenreich. Clavicula stets vorhanden. Centrale carpi bleibend frei oder wenigstens vorübergehend angelegt; Scaphoid und Lunatum meist getrennt; Pollex und Hallux opponierbar oder wenigstens spreizbar. Magen mit seltener Ausnahme einfach; Flexura duodeno-jejunalis und Coecum vorhanden. Phytophag, omnivor, seltener insectivor. Uterus bicornis oder simplex; Placenta diffus, megallontoid und adeciduat, oder diskoidal und deciduat. Clitoris durchbohrt oder undurchbohrt. Penis pendulus; Testes extra-abdominal, skrotal oder subintegumental, stets postpenial. Höchstens 4 brustständige, seltener abdominale oder gar inguinale Zitzen. Zahl der Jungen selten mehr als eins, die mehr oder weniger hilflos geboren werden.

Die hierdurch charakterisierten Tiere verteilen wir in drei Unterordnungen, wie in der analytischen Tabelle auf S. 716 geschehen ist. In derselben ist zum Ausdruck gebracht, daß Tarsius als einziger lebender Repräsentant der Tarsioidea Charaktere teils lemuroider, teils pithekoider

Art hat. Oben wurde bereits hervorgehoben, daß daraus aber nicht folgt, daß diese strukturelle Mittelstellung eine solche genetischer Art sei oder daß sie eine Brücke bilde zwischen Lemuroidea und Anthropoidea. Die drei Unterordnungen hängen nur an ihrer Wurzel in einer noch nicht sichergestellten Weise zusammen. Verschiedene der pithekoiden Charaktere, durch welche Tarsius sich also den Anthropoidea auffallend nähert, sind gewiß sekundärer Art, hervorgerufen durch die enorme Vergrößerung der Augen, wie wir später darzulegen versuchen werden.

Differential-Diagnosen der recenten Primates, aus denen die strukturelle Mittelstellung der Tarsioidea hervorgeht.

Höchstens 2 Zehen mit Krallennagel, die übrigen Nagelphalangen mit Platt- oder Kuppennagel. Calcaneus und Naviculare mit Neigung zur Verlängerung. Gehirn lemuroid. Keine Fovea centralis und Macula lutea entsprechend der nocturnalen Retina. Uterus bicornis.

Abgesehen von Chiromys sind obere I durch Intervall getrennt. Untere I und der incisiviforme C angeschlossen und niederliegend. M drei- bis vierhöckerig. Orbita mit jugo-frontalem Orbitalring, in weiter Kommunikation mit Temporalgrube. Tympanicum liegt entweder ringförmig in Bulla oder beteiligt sich an deren Bildung. Carotis interna tritt durch Basisphenoid oder durch Foramen lacerum anterius in Schädelhöhle. Makrosmatisch, mit 4—5 Ethmoturbinalia. Tibia und Fibula getrennt. Nur eine Zehe mit Krallennagel. Nasenlöcher in Nasenspiegel. Colon mit Flexura dextra und sinistra. Trachealringe dorsal geschlossen. Ducti glandulae vesicularis münden selbständig auf Colliculus seminalis. Os penis und clitoridis vorhanden. Placenta diffus, megallantoid; adeciduat (epitheliochorial). *Lemuroidea* I.

Orbita groß; unter Beihilfe des Alisphenoid bis auf Fissura orbitalis von Temporalgrube geschieden. Tympanicum beteiligt sich an der Bildung der Bulla auditiva und bildet äußeren Gehörgang. Carotis interna durchzieht in Carotiskanal das Petrotympanicum. Mikrosmatisch, nur 3 Ethmoturbinalia. Nasenlöcher in behaarter Oberlippe. Trachealringe dorsal offen. Ducti glandulae vesicularis vereinigen sich mit Vasa deferentia zu Ducti ejaculatorii. Placenta discoidal, deciduat (haemochorial).

Die 2 oberen I jederseits ohne Intervall, $I\frac{1}{1}$ sehr groß. Der einzige untere I fast vertikal, der untere C caniniform. Obere M trituberkular, untere tuberculo-sectorial. Bulla lemuroid aufgebläht. Tibia und Fibula distal verschmolzen. 2 Zehen mit Krallennagel. Nur eine Flexur im verkürzten Colon. Os penis und clitoridis fehlt. *Tarsioidea* II.

Zwei obere und untere I, meißelförmig, selten prognath, meist vertikal, unterer C caniniform. M bunodont, obere vier- oder dreihöckerig, untere vier- oder fünfhöckerig. Keine aufgeblähte Bulla auditiva. Tibia und Fibula getrennt. Alle Nagelphalangen mit Platt- oder Kuppennägeln. Calcaneus und Naviculare niemals verlängert. Gehirn pithekoid. Macula lutea und Fovea centralis, entsprechend der diurnalen Retina, vorhanden[1]). Colon mit Flexura dextra und sinistra. Os penis von unregelmäßigem Auftreten. Uterus simplex. *Anthropoidea* III.

Diese soeben genannten Schwierigkeiten der genealogischen Deutung mehren sich, wenn wir uns von den lebenden Primaten den vorzeitlichen

1) Mit Ausnahme von Nyctipithecus mit nocturnaler Retina [Woollard].

zuwenden und uns damit noch ausgesprochener auf das Gebiet der Stammesgeschichte der Primaten begeben.

Unser Mitarbeiter, Prof. Abel, bemerkt darüber das folgende:

„Die heutige Verbreitung der niederen Primaten im Bereiche der äthiopischen, madagassischen und orientalischen Region, somit über das ganze Tropengebiet von West-Afrika bis zu den Philippinen, Celebes und den Timor-Archipel mit Ausschluß der Tropengebiete des amerikanischen Kontinents war früher die Veranlassung, an eine heute nicht mehr bestehende Urheimat der Primaten im Bereiche des heutigen Tropengürtels zu denken. So kam es zu der Hypothese der Rekonstruktion eines heute verschwundenen Kontinents „Lemurien", von dem aus seinerzeit, das ist im Alttertiär, Wanderungen der primitiveren Primaten nach den heutigen Verbreitungsgebieten stattgefunden haben sollten.

Diese Hypothese war auf den Tatsachen der gegenwärtigen geographischen Verbreitung der niederen Primaten aufgebaut und mußte in dem Momente unhaltbar werden, als sich die paläontologischen Funde primitiver Primaten im Bereiche Europas und Nord-Amerikas mehrten. Nach allem, was wir heute über die Urheimat der Primaten auszusagen vermögen, scheint dieselbe in den zentralen Gebieten Asiens gelegen gewesen zu sein, von wo aus, ebenso wie die übrigen großen Stämme der Landwirbeltiere auch die Primaten im Laufe der Tertiärzeit und noch in der Quartärzeit nach den peripheren Gebieten Asiens abwanderten, als sich das Klima der zentralen Gebiete Asiens veränderte und aus einem in früher Tertiärzeit tropischen zuerst zu einem subtropischen wurde und daher die an ein tropisches Waldleben angepaßten Primaten zu einer Auswanderung in südliche Gegenden zwang, soweit es die in der ursprünglichen Heimat verbliebenen Primaten nicht vermochten, sich an das über den Charakter der afrikanischen Buschsteppe allmählich zum Typus der rauhen Hochsteppe übergehende Klima ihrer Ursprungsgebiete anzupassen, wie dies beispielsweise bei den Hominiden der Fall war, die von allen Primatenstämmen am längsten in Zentral-Asien aushielten und erst in der Eiszeit gezwungen wurden, von dort auszuwandern, ein Prozeß, der sich in zahlreichen aufeinanderfolgenden Auswanderungswellen nach Westen, Süden und Osten abspielte und das schrittweise Abfließen in die peripheren Gebiete bis zur Erschöpfung des Entstehungszentrums zur Folge hatte.

Die Zahl der bisher bekannten Gattungen der niederen Primaten ist als eine verhältnismäßig große zu bezeichnen, so daß sich unsere heutigen Anschauungen über die Vorgeschichte der Primaten auf einer wesentlich breiteren und sicheren Basis aufbauen als damals, da der Hauptsache nach nur hypothetisch rekonstruierte „Ahnenformen" in der Zeit der ersten Versuche einer „Anthropogenie" vorlagen und die Fundamente einer Phylogenie der Primaten infolge des Mangels ausreichender paläontologischer Dokumente auf einer sehr unsicheren Unterlage ruhten. Noch immer bestehen freilich in der Beurteilung zahlreicher Gattungen Unsicherheiten und wissenschaftliche Gegensätze. Zum Teil rühren diese Zustände in der Primatenphylogenie daher, daß einige Gruppen Merkmale von Insectenfressern, Nagern und Primaten in einer so engen Mischung verbinden, daß die Zuweisung zu einer dieser drei großen Gruppen strittig erscheint. Dies ist ja auch in manchen anderen Gruppen der Fall, wie die wiederholt wechselnde Beurteilung der phylogenetischen Stellung der + Hyopsodontidae gezeigt hat, die auch eine Zeitlang bei den Primaten ihre Unterkunft ge-

funden hatten, bis sie den +Protungulaten eingereiht wurden. Ebenso sind auch die Familien der +Mixodectidae und der +Microsyopidae im System der Säugetiere wiederholt von einer Ordnung zu der anderen verschoben worden. Diese beiden Familien, die kleine Säugetiere umfassen (+Mixodectes, +Cynodontomys und +Microsyops, alle aus dem Paleocän, Untereocän und Mitteleocän Nord-Amerikas), sind zuerst von E. D. Cope (1883) zu den Prosimiae (Halbaffen) gestellt worden, wurden 1887 von W. D. Matthew als primitive Nagetiere betrachtet und als solche unter dem Begriffe der „Proglires" von H. F. Osborn zusammengefaßt, dann von Matthew (1909) zu den Insectenfressern gestellt, wohin sie auch von Schlosser eingereiht werden (1923), und so sehen wir, daß die beiden Familien, die Matthew (1918) voneinander trennte, teils zu den Insectenfressern, teils zu den Nagern, teils zu den Primaten eingeteilt wurden. Wortman hat (1902) die Zuweisung der beiden Familien der +Mixodectidae und der +Microsyopidae zu den Primaten nachdrücklich verteidigt, besonders mit Rücksicht auf die Struktur der Molaren, die viel mehr mit tarsioiden Primaten als mit Insectenfressern übereinstimmen und mit Rücksicht auf das Verhalten des Vordergebisses, das vielfache und weitgehende Übereinstimmungen mit Chiromys und +Tetonius sowie +Necrolemur zeigt. Nun ist aber dem entgegenzuhalten [Matthew], daß der primitive Charakter der Molaren überhaupt nicht als ein entscheidender Grund für eine Zuweisung in die eine oder andere Ordnung angesehen werden dürfe, da dieser ebenso bei primitiven Insectenfressern wie auch bei primitiven Ungulaten (+Protungulaten) auftritt und für die Zuweisung zu den Primaten nicht absolut beweisend ist. Außerdem könne die eigenartige Spezialisation des Vordergebisses der +Mixodectiden aus dem Grunde nicht als ein Beweis für eine Verwandtschaft mit Chiromys und verwandten Formen angesehen werden, weil dieselben Anpassungserscheinungen auch in anderen Gruppen auftreten (Rodentia, +Taeniodonta, +Tillodonta, Diprotodonta). So bleibt also die Stellung der +Mixodectidae und +Microsyopidae einstweilen unsicher. Die ersteren werden wahrscheinlich den Insectivora näher gestanden sein, die letzteren dagegen den Primaten."

I. Unterordnung: Lemuroidea.

Die Halbaffen, auch Prosimiae genannt, sind sämtlich Baumbewohner und der Mehrzahl nach Nacht-, wenigstens Dämmerungstiere, von kleiner oder mittlerer Körpergröße, mit langem, schlankem Rumpf und meist langem Schwanze, der aber bei den Lorisinae kurz ist oder fehlt; er ist aber niemals ein Greifschwanz. In der Regel ist die hintere Extremität die längste, bei Indrisinae selbst in auffallender Weise. Im übrigen treten die Extremitäten frei aus der Hautbedeckung des Rumpfes hervor, wie auch die Affen es zeigen und außerdem noch die Elefanten, Kamele, Giraffen und Faultiere. Der Kopf ist bald rundlich, bald gestreckt, mit verlängerter Schnauze.

Stets ist das Haarkleid dicht, oft wollig und besteht beim erwachsenen Tier aus Gruppen von mehr als 3 Haaren, die häufig unechte Bündel darstellen. Der Pelz ist häufig lebhaft gefärbt und hat Neigung zu Variabilität, ferner zu Farbenunterschieden in den verschiedenen Geschlechtern: so ist bei Lemur macaco L. das Männchen schwarz, das Weibchen rot gefärbt.

Carpale Vibrissae [Beddard], mithin längere Haare in geringerer Zahl, die oberhalb des Daumens, an der radialen Seite des Vorderarms, nach Art von Sinushaaren vom Nervus radialis innerviert werden, treten ziemlich allgemein auf. Sie fehlen bei Loris und Perodicticus. Mit ihnen verbinden sich umfangreiche alveoläre Drüsen. Hiervon zu scheiden ist ein Fleck horniger Exkreszenzen an der Radialseite des Vorderarms von Hapalemur

Fig. 502. Linker Arm von Hapalemur griseus ♂, von der Innenseite. Nach Bland Sutton. *f* Stelle mit Hornexkreszenzen; *v* Vibrissae; *z* Zitze.

(Fig. 502), dem eine Drüsenmasse unterliegt. Bei Lemur catta wird dieser durch eine Stelle härterer Haut vertreten [Beddard].

Im übrigen sind alveoläre und tubulöse Drüsen in der Haut vorhanden, konglobieren sich aber weiter nicht, so daß denn auch Analdrüsen fehlen.

Die Zitzen verhalten sich verschieden: nur ein Paar pektorale haben die Indrisinae, Lorisinae und die meisten Arten von Lemur; nur ein Paar inguinale Chiromys; ein Paar pektorale und ein Paar abdominale die Galaginae, bei denen auch 2 pektorale auftreten können. Verschiebung auf die Schulter hat bei Hapalemur statt (Fig. 502).

Fig. 503. Rechte Fußsohle von Nycticebus tardigradus. Nat. Gr. Nach Schlaginhaufen.

Verschiedene kleine madagassische Lemuriden, wie Opolemur, Chirogale, haben nach Grandidier die Gepflogenheit, während der 6 Monate langen trockenen Jahreszeit in eine Art Winterschlaf zu verfallen und vom Fette zu zehren, das sich vorher verschiedentlich in ihrem Körper, namentlich in der Schwanzwurzel, angehäuft hatte und diese enorm ausdehnte.

Weiter verdient hervorgehoben zu werden, daß G. Ruge von Nycticebus und Loris Reste eines Marsupialapparates beschrieben hat. Es handelt sich um abdominale Integumentalfalten beim Weibchen — dem Männchen fehlen sie — in Gestalt einer unbehaarten, in querer Richtung bogenförmig

angeordneten Integumentalstrecke, die wenig vertieft vor der Symphyse liegt und in einem proximalwärts konkaven Bogen seitwärts sich erstreckt. Im Hinblick hierauf darf ich wohl erinnern, daß ich von beiden Geschlechtern von Chiromys-Embryonen einen eigentümlichen Hautmuskel beschrieb, der mit einem Musc. sphincter marsupii zu vergleichen ist, eine Ansicht, die auch Kaudern bestätigte (I, S. 44). Beddard hält ebenfalls eine longitudinale Falte bei Lemur catta, die jederseits längs der Bauchwand läuft, für das Rudiment einer Beutelfalte.

Von Fallschirmbildungen findet sich höchstens bei Propithecus eine Andeutung zwischen Rumpf und Armen.

Die arboricole Lebensweise verrät sich deutlich im Bau der Extremitäten. Der Pollex, mehr noch der Hallux, ist mehr oder weniger opponierbar. Namentlich letzterer häufig sehr groß (Fig. 503). Beide fallen auf durch ihre häufig bedeutende Spreizbarkeit, besonders bei den völlig arboricolen Lorisinae, deren Pollex habituell nach außen gerichtet sein kann. In der Hand hat Finger II Neigung zur Verkürzung, am stärksten bei Lorisinae; hier hat er bei Nycticebus und Loris noch drei Miniatur-Phalangen und

Fig. 504.

Fig. 505.

Fig. 504. Linke Hand. Fig. 505. Linker Fuß von Perodicticus calaberensis. Nach Huxley.

einen Nagel, bei Perodicticus ist er auf einen nagellosen Stumpf reduziert (Fig. 504) und bei Arctocebus ist auch Finger III verkümmert. Umgekehrt hat Chiromys stark verlängerte Finger III und IV, aber Finger III nur scheinbar; tatsächlich ist er verkürzt und verschmächtigt. Seine Verlängerung beruht auf einer unter Säugern einzigen Verlängerung von Metacarpale III, das aus der Handfläche vorspringt (Fig. 512). Zehe IV des Fußes ist stets die längste. Im übrigen läßt sich feststellen, daß Zehe II mit einem vorspringenden Krallennagel bewaffnet ist, es sei denn, daß wie bei Chiromys sämtliche Nägel mit Ausnahme des Plattnagels des Hallux diese Krallenform haben. Die Nagelbekleidung hat im übrigen die Gestalt einer Platte, welche sich distal verjüngt zu einer verschieden scharfen Spitze, in welcher ein die Mitte der Oberfläche des Nagels durchziehender Grat von verschiedener Breite endet (Fig. 506). Der „Krallennagel" [Bruhns] ließe sich hypothetisch in seinem Auftreten folgendermaßen erklären. Zweifellos stammen die Lemuroidea von unguiculaten Vorfahren ab. Deren Nagelphalangen erfuhren durch arboricole Lebensweise Verbreiterung, damit Ausbildung von breiten Finger- und Zehenballen und Plattnägeln. Dies unterblieb nur bei Chiromys, mit Ausnahme des Hallux; ferner an Zehe II, wo sich die Kralle (Unguicula) in weiterem Sinne erhielt.

Letzteres vielleicht weil durch den groß gezogenen Greif-Hallux die Rolle der Zehe II eine untergeordnete wurde; sie bleibt denn auch kleiner, ebenso wie in der Hand der Index. Demgegenüber machte aber bereits Peters darauf aufmerksam, daß die Nägel von Chiromys weniger den Krallen (Falculae) als den Kuppennägeln (Tegulae) angehören, insofern sie an der unteren Seite eine offene tiefe Rinne bilden und nur etwas mehr als es vielfach bei den Affen der Fall ist, seitlich zusammengedrückt und stärker konvex erscheinen. Der Krallennagel wäre daher wahrscheinlich eine extreme Form derselben, in der ich bereits 1904 einen sekundären Erwerb sah, wie auch Fanny Bruhns (1910) es tut, bezüglich dessen ich auf die Möglichkeit hinweisen möchte, daß es eine „Putzkralle" (S. 54) für das wollige Haarkleid sei.

Fig. 506. Fig. 507.

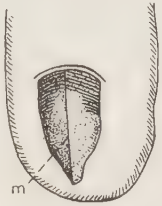


Fig. 506. Lemur fulvus. Plattnagel der 3. Zehe des rechten Fußes. *m* Mittelstrahl. 2,5×. Nach F. Bruhns.

Fig. 507. Galago garnetti Scl. 2. Zehe des rechten Fußes. 2×. Nach Schlaginhaufen.

Eine Art von Syndaktylie kommt nur bei Indris an der zweiten bis fünften Zehe vor, deren erste Phalangen durch Haut verbunden sind.

Allgemein gesagt, lassen sich am Schädel zwei Typen unterscheiden, allerdings mit Übergängen. Den einen exemplifiziert Lemur durch einen gestreckten Gehirnschädel mit dem sich eine nach Art der Carnivora mehr oder weniger verlängerte Schnauze verbindet; vielfach mit schmalem Nasen-

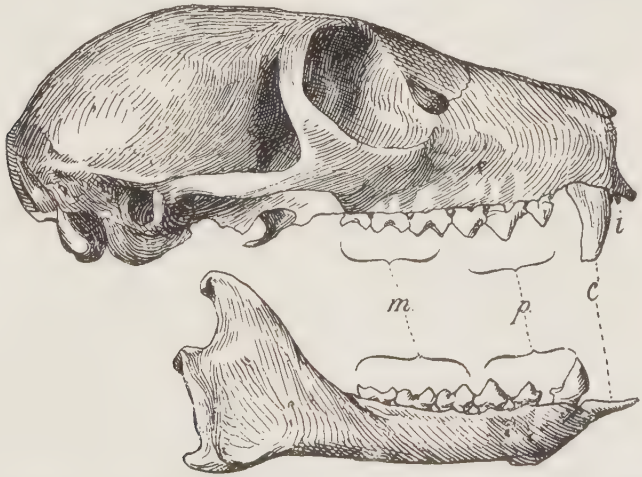


Fig. 508. Schädel von Lemur macaco. *i* Incisivi; *C* Canini; *m* Molares; *p* Praemolares.

rücken und vertikaler vorderer Nasenöffnung. Oder aber die Gehirnkapsel ist stark abgerundet wie bei Chiromys und den Lorisidae mit verkürztem Gesichtsschädel. Das Occiput kann in solchen Schädeln eine mediane Prominenz, die dem Vermis, und zwei seitliche, die den Hemisphären des Kleinhirns entsprechen, aufweisen. Im übrigen ist dasselbe verschieden

stark nach hinten geneigt, womit dann die Ebene des Foramen magnum verschieden stark vertikal verläuft. Ein Sagittalkamm ist deutlich ausgesprochen bei Nycticebus, Opolemur, schwächer bei Lemur und Lepilemur; den Indrisinae fehlt er. Die Orbitae, die nur ausnahmsweise eine Einschnürung gegenüber dem Hirnschädel aufweisen, sind in verschiedenem Grade mit der Ebene ihrer Öffnung nach vorn und teilweise nach oben gerichtet Sie sind stets von einem knöchernen Orbitalring umschlossen, der durch die Processus postorbitales von Frontale und Jugale gebildet wird, hinter dem aber die Orbita in weiter Verbindung bleibt mit der Temporalgrube. Wir werden später sehen, daß im Gegensatz hierzu bei den Tarsioidea diese Verbindung bereits auf einen Spalt: die allerdings weite Fissura orbitalis inferior reduziert ist, indem wie bei den Affen der orbitale Teil des Jugale und Frontale stark verbreitert ist und das Alisphenoid, sich verlängernd, emporsteigt bis zur Berührung mit dem Frontale.

All dieses ist aber bereits bei den brachycephalen Lemuroidea vorbereitet, die sich darin eben im besonderen den platyrrhinen Affen nähern. Auch findet die monströse Entwicklung der Orbita von Tarsius, übrigens ein ganz sekundärer Vorgang, sein abgeschwächtes Analogon bei den Lorisinae. An der Umwandung der Orbita beteiligt sich überwiegend das Frontale, welches vorn an das Lacrymale, hinten an das Parietale und Orbitosphenoid grenzt. Letzteres tritt nach der Temporalgrube zu mit dem Parietale und Alisphenoid in Verbindung. Meinungsverschiedenheit bestand bezüglich eines Knochenstückes am Boden der Orbita, das ventral an das Maxillare grenzt, dorsalwärts jedenfalls an Frontale und Orbitosphenoid und große Ausdehnung erreichen kann. Vielfach galt es als Os planum des Ethmoid, erfuhr aber auch teilweise Deutung als Orbitalplatte des Palatinum. Letztere Deutung hat Wood Jones (1917) als die richtige, vorläufig wenigstens für Lemur, festgestellt. Das gleiche betonen neuerdings Kollmann und Papin (1925) für Chiromys, die Indrisinae und die Mehrzahl der Lemuridae, während es stets bei den Lorisinae und Galaginae angetroffen wird und bekanntlich bei Tarsius großer Ausdehnung sich erfreut, ähnlich wie bei Anthropoidea.

Hinsichtlich der Gegend des Lacrymale hieß es früher in den Lehrbüchern, daß sie einen wichtigen Unterschied abgebe zwischen Lemuroidea auf der einen, den Affen und den Menschen auf der anderen Seite, insofern bei letzteren das Foramen lacrymale innerhalb der Orbita, bei ersteren außerhalb derselben im facialen Teil des Lacrymale liege. Dies hat sich als hinfällig erwiesen durch die Untersuchungen von F. Major (1903) u. a., die Gregory (1920) zusammengefaßt hat. Danach war der mitteleocäne + Notharctus, trotz der verlängerten Schnauze, charakterisiert durch ein intraorbital gelegenes Lacrymale, dessen facialer Teil so weit reduziert war, daß das Foramen lacrymale vor dem Lacrymale lag, an dessen Vereinigung mit dem Maxillare und Jugale. Ähnlich verhielt sich der eocäne + Adapis. Im wesentlichen auch die nicht madagassischen Lorisidae, nur wird die Lage des Foramen lacrymale deutlich präorbital und verliert das Jugale allmählich seinen Kontakt mit dem Lacrymale, das bei Nycticebus und Loris bis zum Verschwinden zurückgeht, zugunsten der Ausbreitung des Os planum des Ethmoid. Bei den modernen madagassischen Lemuroidea nimmt die Pars facialis im allgemeinen, entsprechend der Ausbildung der Schnauze, zu, das For. lacrymale bleibt aber vorn durch das Maxillare begrenzt.

Das Jugale reicht bei voller Ausbildung, im Gegensatz zu den Anthropoidea, von seiner Verbindung mit dem Processus postorbitalis des Frontale bis zum Lacrymale und bildet dementsprechend den unteren Rand der Orbita so vollständig, daß es das Maxillare davon ausschließt. Es kann aber auch (Lorisinae) in diesem facialen Teil reduziert sein, so daß es durch das Maxillare vom Lacrymale getrennt ist. Bei manchen Genera: Indris, Chiromys, reicht es nach hinten bis zur Cavitas glenoidea. Bei den madagassischen Lemuriden wird es, ebenso wie bei + Notharctus und den menotyphlen Insectivora durch das Foramen malare durchbohrt, ohne aber den Umfang desselben bei Tupaia zu erreichen. Seine Deutung ist zweifelhaft.

Der zweite Ast des Trigeminus tritt bei Lemur durch ein selbständiges Foramen rotundum; bei den übrigen ist es vereinigt mit dem For. sphenorbitale. Das Foramen rotundum liegt bei Galaginae und Lorisinae vorn über der Tubaöffnung; bei den madagassischen Arten zieht es durch den Processus pterygoideus des Alisphenoid.

Von besonderer, auch taxonomischer Bedeutung ist das Verhalten des Tympanicum und seiner Umgebung. Deren Studium wurde inauguriert durch Hagenbach und Hyrtl, fortgesetzt durch H. Winge, F. Major, van Kampen und durch Stehlin und Gregory auch auf eocäne Vertreter ausgedehnt. Es ergab bezüglich der recenten Genera zwei geographisch scharf geschiedene Typen. Bei dem madagassischen Typus bleibt das Tympanicum zeitlebens ein fast geschlossener Ring, der sich nicht an der Bildung der Bulla auditiva beteiligt (Fig. 509). Er bleibt vielmehr, wenn diese als umgebogene Platte des Petrosum zu voller Ausbildung gelangt ist, innerhalb dieser Bulla frei liegen, nur durch eine Verbindung seiner freien Enden mit dem Squamosum in seiner Lage erhalten. Dieses Verhalten wiederholt sich nur bei Tupaia und Ptilocercus, die einzigen Vertreter der Tupaiidae, die wir in der Familie der menotyphlen Insectivora unterbrachten, die aber von anderen den Lemuroidea angenähert werden. Wohl aber findet es sich bei eocänen Prosimiae wie + Adapis und + Notharctus von Europa und Nord-Amerika, also außerhalb Madagaskars. Die Bulla erscheint also als ein ausschließliches Produkt des Petrosum; obwohl theoretischer Gründe wegen ihre Entstehung aus einem Entotympanicum (Os bullae)

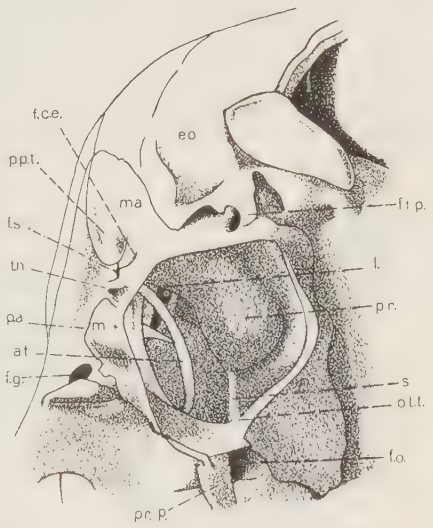


Fig. 509. Lemur mongoz. Tympanalgegend nach Wegnahme der ventralen Wand der Bulla. *at* Annulus tympanicus; *eo* Exoccipitale; *fce* Foramen caroticum externum; *fg* Fissura glaseri; *flp* For. lacerum posterius; *fo* For. ovale; *fs* For. stylomastoideum; *l* Leiste, wodurch die Carotis interna verläuft; *m* Mastoid; *ma* Meatus acusticus internus; *ott* Ostium tympanicum tubae; *pa* Porus acusticus externus; *ppt* Proc. posttympanicus; *pr* Promontorium; *prp* Proc. pterygoideus alisphenoidei; *s* Septum; *th* Tympanohyale. ca. $2^1/_2\times$. Nach van Kampen.

anzunehmen ist; zur Zeit fehlen dafür aber die Beweise [van Kampen]. Der kurze äußere Gehörgang wird ventral durch die Bulla geliefert.

Bei allen Lemuriden außerhalb Madagaskars, also bei den afrikanischen und asiatischen Lorisidae, findet sich der zweite Typus (Fig. 510). Auch bei ihnen geht anfänglich die Bildung der Bulla vom Petrosum aus, und zwar durch einen Auswuchs, dem der Annulus tympanicus angelagert ist. Weiterhin beteiligt er sich aber an dem medialen Teil der Bulla, und liefert den äußeren Gehörgang, wobei er seine Ringform verliert.

Für weitere Details sei auf van Kampen verwiesen. Hier sei nur noch hervorgehoben, daß bei den Lorisinae und Galaginae auch das Mastoid bullaartig aufgebläht wird. Eine Mastoidbulla findet sich ferner bei Lepilemur und Chirogale. Hierdurch kommen die Hinterhauptscondyli größtenteils zwischen die Mastoidbullae, mit ihrem Vorderende zwischen die Bullae auditivae zu liegen. Solche Pneumatisierungen dehnen sich bei Lepilemur und Avahi auch auf das Squamosum aus. Ein Processus glenoideus tritt z. B. bei Galago und Tarsius deutlich auf.

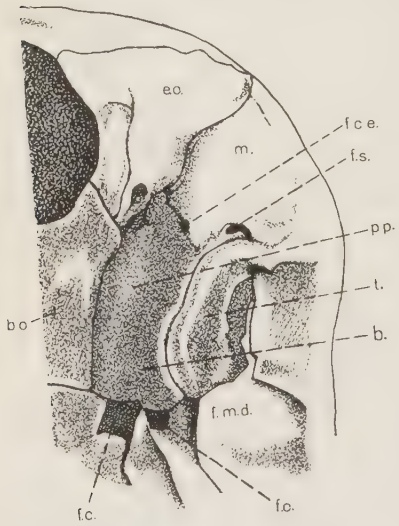


Fig. 510. Perodicticus potto, juv. Tympanalgegend. ca. $3^1/_2\times$. Nach van Kampen. *b* Bulla; *fc* Foram. caroticum; *fmd* Fossa glenoidea; *bo* Basioccipitale. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 509.

Im Anschluß an die Besprechung der Tympanalgegend sei des Verhaltens der Carotis interna gedacht, da sie Ausblicke auf die Primaten überhaupt gestattet. Nach den Untersuchungen, namentlich von Tandler, Winge und van Kampen, gab neuerdings Gregory (1920) hierüber eine Übersicht. Daraus sei nur hervorgehoben, daß die Lemuriden in folgendem an den primitiven Zustand der Insectivora sich anschließen. Die Carotis interna, abgesehen davon, daß sie zugunsten der Carotis externa schwächer geworden ist als bei Insectivora, tritt durch ein eigenes Foramen caroticum posterius am Eingang des For. stylomastoideum in die Bulla, also hinter dieser. Sie gibt dort eine Arteria stapedia ab, welche durch den Steigbügel zieht, setzt sich als Art. promontorii fort und tritt durch das Basisphenoid in die Schädelhöhle, auf ihrem Wege zur Sella turcica und zum Gehirn. Dieses Verhalten ist auch von eocänen Lemuroidea, und zwar von + Adapis durch Stehlin, von + Notharctus durch Gregory bekannt. Es fehlt hier also ein For. lacerum anterius (medium) oder es ist wenigstens verdeckt. Bei den Lorisinae, Galaginae geschieht der Verlauf der Carotis interna ganz außerhalb der Trommelhöhle. Sie tritt durch das For. lacerum anterius, also vor der Bulla in die Schädelhöhle. Die Art. stapedia erfuhr Reduktion vielleicht bis zum Schwunde.

Vom Hyoid verdient hervorgehoben zu werden, daß im Gegensatz zu den Affen, das Cornu posterius kürzer ist als das vordere.

Der knöcherne Gaumen ist verlängert, hinten häufig verdickt und namentlich bei Microcebus, Chirogale und Opolemur nach Art der Marsu-

pialia und mancher Insectivora gefenstert. Auch hat das Palatinum Neigung zu pneumatischer Aufblähung, was bei madagassischen Lemuriden dazu führen kann, daß die hintere Nasenöffnung verengt und der ganze Boden der Orbita dadurch in Beschlag genommen wird.

Das periphere Geruchsorgan ist seinem Bau nach ein solches mäßig makrosmatischer Tiere, das sich nach Paulli eng an den Typus der Insectivora anschließt. Es bildet 4 Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale in 2 Blätter sich spaltet, doch könnte das bei Indrisinae und Chiromys im Sinus sphenoidalis gelegene als fünftes gelten. Die Ectoturbinalia sind reduziert. Überhaupt sind die Ethmoturbinalia von einfacher Form. Auf einen, auch taxonomisch verwertbaren auffallenden Unterschied derselben haben Kollmann und Papin (1925) aufmerksam gemacht, insofern als Ethmoturbinale I bei Lorisinae und Galaginae, also bei den primitiven Lemuriden, sehr groß ist und das Maxilloturbinale bedeckt. Bei den Lemurinae und Indrisinae ist es klein

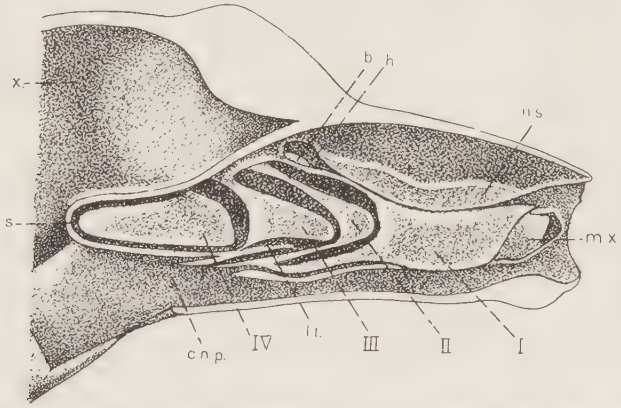


Fig. 511. Loris gracilis. Linke Nasenhöhle. *b* Bulla ethmoidalis; *cnp* Canalis nasopharyngeus. *h* Hiatus semilunaris; *lt* Lamina terminalis; *mx* Maxilloturbinale; *ns* Nasoturbinale; *s* Sinus sphenoidalis; *I—IV* Ethmoturbinalia. Nach Kollmann et Papin.

und unfähig das Maxilloturbinale zu verdecken. Damit verbinden sich andere Unterschiede. Chiromys steht einigermaßen abseits. Das Nasoturbinale ist einfach eingerollt, die Lamina cribrosa schmal, mit wenig zahlreichen Löchern. Bei den Lemuroidea überhaupt beginnt die Reduktion des peripheren Geruchsorgans, die dann bekanntlich bei Affen weiter fortschreitet.

Das Intermaxillare ist im allgemeinen klein, namentlich dort, wo die oberen Incisivi klein sind oder fehlen, wie bei Hapalemur und Lepilemur; trotzdem reicht es bis zum Nasale. Dieser Knochen ist vom Lacrymale getrennt durch das Maxillare. Ein Interparietale tritt häufig auf. Die Unterkieferhälften sind nur ausnahmsweise knöchern verbunden. Ihr Condylus befindet sich nur bei Chiromys im gleichen Niveau mit der Kaufläche der Backenzähne; bei den übrigen reicht er höher und artikuliert mit einer seichten Fossa glenoidea, hinter welcher häufig ein großer Processus postglenoideus liegt.

Die Zahl der Thorako-lumbal-Wirbel ist 18—23, häufig 19, wobei die Zahl der Lumbalwirbel bis auf 9 steigen kann. Gewöhnlich sind 3 Sakral-

wirbel vorhanden, bei Indris 4. Es handelt sich hierbei um mehr als einfache Zahlenunterschiede. Deutliche Anzeichen liegen vor von Verkürzungserscheinungen am Rumpfe, die vom Becken ausgingen, insofern dieses sich kopfwärts verschob und damit die Rumpfwirbelsäule weniger segmentreich machte. Wir haben es somit mit einer Erscheinung zu tun, die von Affen und dem Menschen namentlich durch E. Rosenberg bekannt wurde (I, S. 115) und in ähnlicher Weise auch bei Lemuriden nachweisbar ist [G. Ruge]. Hierbei bewahrten die Lorisinae, die wir auch in mancher anderen Hinsicht als die ursprünglicheren Formen kennen lernten, am meisten dem ursprünglichen Zustand, wie er sich kenntlich macht durch hohe Zahl der Thorakolumbal-Wirbel (21—25). Diese sinkt bei Lemur, Galago, Chiromys auf 19. Die Schwanzwirbelzahl spielt zwischen 6 (Loris) bis 27 (Lemur) und 28 (Propithecus). Wo der Schwanz nicht reduziert ist, treten Sperrknochen auf.

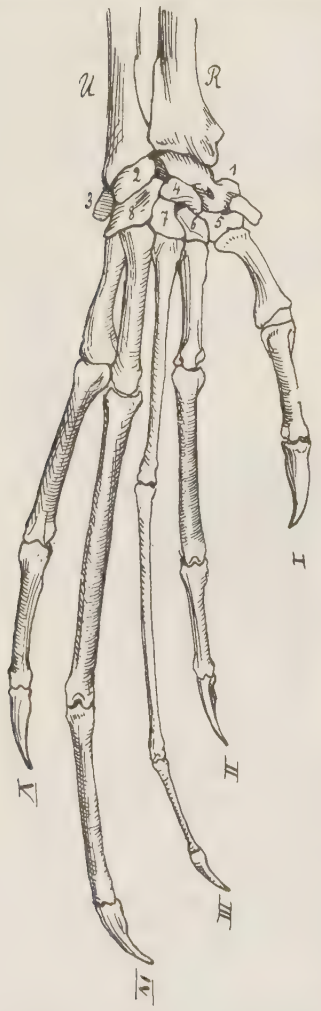


Fig. 512. Rechte Hand von Chiromys madagascariensis. *R* Radius; *U* Ulna; *1* Scaphoid und damit ligamentös verbundenes Lunatum; *2* Triquetrum; *3* Pisiforme; *4* Centrale; *5* Trapezium; *6* Trapezoid; *7* Capitatum; *8* Hamatum.

In Verbindung mit den ebengenannten Verkürzungserscheinungen am Rumpfe, gleichzeitig aber auch in Verbindung mit der arboricolen Lebensweise, durch welche die vordere Extremität wesentlich ihrer Stützfunktion enthoben und der Thorax entlastet wird, stehen Umformungen am Thorax, wie wir ihnen noch ausgesprochener bei den Affen begegnen werden. Zunächst verlor er seine ursprüngliche schmale Kielform, zuerst in seiner vorderen Partie. Der dorsoventrale Durchmesser des Thorax nimmt also ab, der transversale zu. Dies geschieht in verschiedenem Grade; am wesentlichsten und auch auf die hintere Thoraxpartie sich ausdehnend so, daß der Thorax mehr eine Faßform annimmt, bei den Indrisinae; also gerade bei den Formen, welche die Gewohnheit haben, auf dem Boden auf den Hinterextremitäten sich zu bewegen, während die Arme über dem Kopfe getragen werden. Bereits 1866 fiel St. George Mivart diese Thoraxform auf, durch Maße wies dann neuerdings G. Ruge diese Verhältnisse genauer nach.

Die Clavicula ist stets gut ausgebildet; der Humerus hat, mit Ausnahme von Perodicticus, ein Foramen entepicondyloideum. Der stets freie Radius dreht um die Ulna. Im Carpus bleiben Scaphoid und Lunatum stets unverschmolzen, meist auch das

Centrale (ausgenommen Hapalemur, Lepilemur und einzelne Arten von Indris und Avahis). Es nimmt hier eine zentrale Lage ein, welche ihr Maximum bei Chiromys erreicht (Fig. 512), indem es, abgesehen vom Pisiforme mit allen Bestandteilen des Carpus in Artikulation tritt [Rosenberg 1876]. Anderwärts erleiden diese primitivsten Beziehungen insofern Einschränkung, als die Artikulation mit dem Ulnare (Triquetrum), darauf mit dem Carpale I (Trapezium) zum Wegfall kommt. Über die Finger wurde oben bereits berichtet. Ein radialer Sehnenknochen findet sich z. B. bei Perodicticus und Chiromys.

Gegenüber dem weiten Becken der Lemurinae haben die nichtmadagassischen Halbaffen ein enges Becken; die Schamfuge wird durch die Schambeine dargestellt. Am Femur ist meist ein Trochanter tertius angedeutet, der in der Crista glutaea liegt, gewöhnlich aber klein bleibt. Unter den Primaten ist nur bei Tarsius die Fibula in ihrer distalen Hälfte mit der Tibia verschmolzen, sonst ist sie stets frei und pronierbar. Das Entocuneiforme ist gerundet und gestattet durch Sattelgelenkverbindung mit dem Metatarsale ausgedehnte Abduktion und Opposition des Hallux. Einzig dastehend unter Säugern ist die Art der Verlängerung des Fußes bei manchen Arten. Sie wird nicht wie sonst durch Verlängerung der Metatarsalia erzielt, sondern durch Verlängerung des Calcaneus und Naviculare. Sie wird außerdem nur noch bei Tarsius angetroffen, der diesbezüglich (I, Fig. 112) das Maximum erreicht; weniger auffällig ist diese Bildung bei Galaginae (Fig. 514), bei denen immerhin die Länge des Calcaneus ein Drittel der Länge der Tibia erreicht. Dieses merkwürdige Verhalten fehlt aber auch madagassischen Lemurinen nicht, wie Chirogale furcifer und Microcebus zeigen.

Fig. 513.

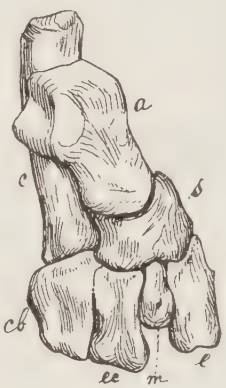


Fig. 514.

Fig. 513. Tarsus von Lemur. Fig. 514. Von Galago, von der Dorsalseite. Nach St. George Mivart. *a* Talus; *c* Calcaneus; *s* Naviculare; *cb* Cuboid; *e* Ento-, *m* Meso-, *ec* Ectocuneiforme (vgl. I, Fig. 112).

Das Gehirn hat verhältnismäßig kleine Großhirnhemisphären, die das Cerebellum zum großen Teil unbedeckt lassen, in der Stirnpartie zugespitzt sind und nur spärliche Gyri und Sulci haben. Letzteres gilt aber gewissermaßen nur für den mittleren Zustand; denn die größten Arten, wie die Indrisinae, haben furchenreiche Großhirnhemisphären, die sich an die der Affen anschließen. Hierfür spricht auch das Auftreten eines Sulcus centralis und der Fissura parieto-occipitalis lateralis (Affenspalte). Ferner die ziemlich allgemein vorkommende Fissura calcarina. Kleine Formen dagegen, wie Chirogale, haben fast glatte Hemisphären, wie die kleinen Affen der Neuen Welt. Hierbei spielt offenbar die Körpergröße eine Rolle.

Gegenüber den Affen unterscheidet sich im allgemeinen das Gehirn der Halbaffen durch bedeutendere Größe der Lobi olfactorii, die häufig erheblich aus dem Gehirn hervorragen; ferner durch geringere

Entfaltung des Frontallappens, durch Kürze der Hemisphären des Großhirns, so daß das Cerebellum zum Teil unbedeckt bleibt. Aber auch letzteres Merkmal liefert keinen durchgreifenden Charakter, durch den sich das Gehirn von dem der Affen unterscheiden würde und zugleich an niedere Formen sich anschlösse, da bei Indrisinae die Hemisphären durch kaudale Verlängerung das Cerebellum bedecken [Elliot Smith]. Die übrigen Merkmale sind nur Unterschiede gradueller Art gegenüber den höheren Affen, die bereits innerhalb der Lemuroidea ungleichartig sind. Alle Untersucher kommen denn auch zu dem Schluß, daß neben Kennzeichen niederer Säuger deutlichste Anklänge an den Hirnbau der Affen vorliegen.

Vom peripherischen Geruchsorgan wurde bereits hervorgehoben, daß sichtliche Anzeichen der Reduktion da sind. Auch das zentrale Geruchsorgan, in erster Linie der Lobus olfactorius, ist — verglichen mit echt makrosmatischen Säugern — zurückgegangen; beides aber nicht so, daß wir die Lemuroidea nicht mehr den Makrosmatikern zuzählen dürften, wenn sie auch auf der Grenze zu den Mikrosmatikern stehen. Bezüglich des Geruchsorgans sei weiter nur noch hervorgehoben, daß die endständigen Nasenlöcher mehr oder weniger nierenförmig sind, mit der Konvexität nach außen und daß sie in einem nackten Nasenspiegel liegen, der bis zum Mundrand reicht.

Da die Mehrzahl der Lemuroidea nächtliche, wenigstens Dämmerungstiere sind, so erlangten die Augen dementsprechende Größe, namentlich bei Chiromys und den Lorisinae, weit weniger bei den übrigen, so bei Lemur-Arten, die Tagestiere sind. Die Nebenorgane der Augen: Lider, Drüsen und Augenmuskeln, geben nur Anlaß zu der Bemerkung, daß vom Musc. retractor bulbi nur ein Rudiment sich an der lateralen Seite des Nervus opticus findet [J. Th. Oudemans]. Daß in Sonderheit bei den großäugigen Arten die Augen nach vorn gerichtet sind, wurde bereits erwähnt. Nach Woollard (1925) fehlt sämtlichen, aber auch Tarsius, die Macula lutea und Fovea centralis der Affen, entsprechend dem nocturnalen Charakter der Retina.

Die Ohrmuscheln sind stets gut ausgebildet, namentlich bei den ausschließlichen Nachttieren, wie Chiromys und den Lorisinae. Bekannt ist, daß jene der letzteren sich der Ohrbildung der Affen anschließen durch Größe, Wölbung der Concha, Einrollung des Helix und Faltenbildung.

Nach Dorans Untersuchung bilden die nicht-madagassischen Lemuroidea bezüglich der Konfiguration der Gehörknöchelchen wieder eine Einheit und schließen sich näher an die amerikanischen Affen an. Die madagassischen Formen zeigen dagegen mehr Verschiedenheit, namentlich der aberrante Chiromys. Die Bulla tympani kam bereits zur Sprache.

Das Gebiß besitzt Eigentümlichkeiten, wodurch es zum Teil an Insectivoren erinnert. Abgesehen von Chiromys, dessen spezialisiertes Gebiß weiter unten im systematischen Teil behandelt werden soll, ist die gewöhnliche Zahnformel der Lemuroidea $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ oder mit Zuziehung des Milchgebisses nach Leches Untersuchungen und in Winges Schreibweise: $\frac{12.1.234}{12.1.234}$. Bei Indrisinae sinkt die Zahnformel auf $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$, die des Milchgebisses aber auf $id\frac{1.2}{1.2}cd\frac{1}{1}pd\frac{2.3.4}{2.3.4}$. Das Milchgebiß hat also seine vollständige Zahnzahl bewahrt, die des permanenten ging durch die Reduktion

zurück. Die Ansichten gehen aber darüber auseinander, ob im Unterkiefer I_1 oder C fehle. Für den Schwund des letzteren spricht wohl, daß er im Milchgebiß noch angelegt wird, aber nur rudimentär, woraus Leche schließt, daß nun zu erwarten ist, daß sein Nachfolger im Ersatzgebiß fehlt. Bei Lepilemur fehlen im erwachsenen Zustand die oberen I ganz, im Milchgebiß tritt aber Id^2 noch als kleiner Stift auf. In solcher rudimentären Gestalt erscheint er auch noch, nach Peters, im erwachsenen Zustand des nahe verwandten Mixocebus caniceps. Wie diese Rückbildung allmählich vor sich gegangen sein kann, zeigt Hapalemur simus, wo der äußere I ganz, der innere teilweise einwärts vom C liegt. Beide sind sehr klein. Bei H. griseus liegt wenigstens schon der äußere I vom C verdeckt. Andeutung dieser Verlagerung und Rückbildung trägt auch bereits Lemur brunneus [Beddard] zur Schau. Im übrigen ist Regel, daß die oberen I klein und durch ein medianes Intervall oder Diastem getrennt sind. Sind die I ungleich groß, so ist der innere der größte. Die Canini sind groß und mehr oder weniger spitz. Sie können im Milch- und bleibenden Gebiß oder in einem von beiden zweiwurzelig sein, wie dies auch von Insectivoren (I, S. 242), vom Marsupialier Choeropus, von + Palaeochoerus und von mesozoischen Säugern bekannt ist. Die Prämolaren haben ein Cingulum, das hinten zu einem Talon sich vergrößert. Sie haben bis zu 3 Haupthöcker und 2 oder 3 kleinere scharfe Nebenhöcker. Von den oberen Molaren sind wenigstens die beiden hinteren drei- oder vierhöckerig, wobei der hintere Innenhöcker klein bleibt oder fehlt; der vordere dagegen hat meist V-Form und verbindet sich mit den beiden Außenhöckern.

Fig. 515.

Fig. 516.

Fig. 515. Obere Vorderzähne von *1* Perodicticus; *2* Nycticebus; *3* Loris. Nach St. George Mivart. *I* Incisivi; *c* Caninus.

Fig. 516. Vorderende der Mandibula von Lemur macaco. *C* Caninus; *I* Incisivi; *P* Praemolaris.

Unten stehen die Incisivi dicht gedrängt; sie sind lang, seitlich zusammengedrückt und horizontal geneigt. Die Canini schließen sich ihnen eng an und sind ihnen in Form und Lage gleich. Dieser antemolare Zahnapparat, der in seiner Lage an manche Insectivora, auch an Ungulaten erinnert, ist in seiner Gesamtheit gegen das zahnlose Intervall der Zwischenkiefer gerichtet. Vergleich mit fossilen Formen lehrt, daß er erst ein späterer Erwerb ist, der vielleicht eine Rolle spielt beim Reinigen des weichhaarigen Pelzes, ähnlich wie die kammförmigen I von Galeopithecus.

Im Unterkiefer ist der erste P (P_2) caniniform, die übrigen P gleichen den oberen. In den M sind meist die Höcker durch Querbrücken verbunden, oder sie bilden 2 längsverlaufende Halbmonde. Dieser Zustand ist aus einem tuberkulo-sektorialen, wie ihn Tarsius zeitlebens bewahrt, abzuleiten. Genannte Zahnform entstand aus einer mit den 3 primitiven Höckern, von denen der Innenhöcker meist reduziert ist, während der Talon 2 Höcker entwickelte, welche den vorderen an Größe nicht nachstehen. Bleibt der innere Vorderhöcker, so tritt er mit dem äußeren in Verbindung und die Zahnkrone erhält die V-Figur der Insectivorenzähne.

Bezüglich der Mundhöhle fallen an deren Dache, entsprechend der zum großen Teil aus Insecten bestehenden Nahrung, deutliche Gaumenleisten auf. Die Zunge ist bekannt durch die starke Ausbildung der Unterzunge (I, S. 277). Im übrigen ist ihre Oberfläche mit Papillae filiformes und dazwischen zerstreuten Papillae fungiformes bedeckt. Ein Meyersches Randorgan scheint allgemein aufzutreten. Die Papillae vallatae, wenigstens 3 an der Zahl, sind in einem nach vorn offenen Dreieck angeordnet.

Der Magen hat eine mehr oder weniger ausgesprochene Retortenform ohne weitere Komplikationen.

Dem Darm fehlt niemals ein Coecum; gewöhnlich von mittlerem Ausmaß ist es häufig hakig gebogen oder hat Neigung zu spiraliger Drehung.

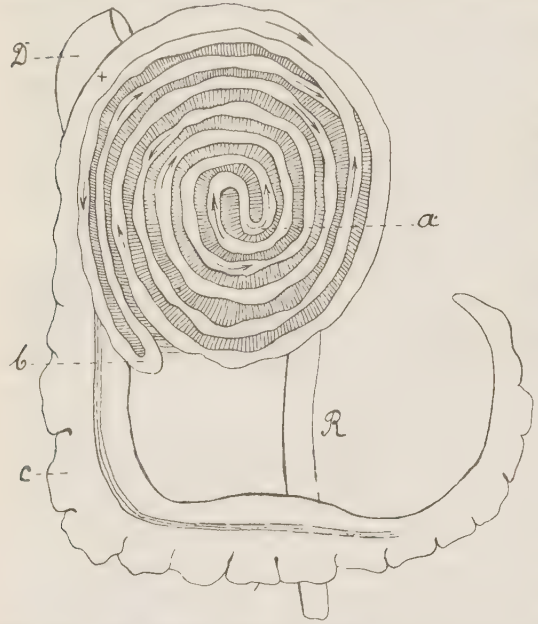


Fig. 517. Propithecus diadema. Ventralansicht des Colonlabyrinths, von welchem man nur die ventrale Etage der „Darmscheibe" sieht. Nach van Loghem. *C* Coecum; *D* Duodenum; *R* Rectum. Bei × Grenze zwischen Colon und Coecum; *a* und *b* die zwei Umkehrungspunkte; bei *b* kehrt der Darm abermals um und eilt nach einem halben Kreise in die dorsale Etage der Darmscheibe.

Die Länge des Darmes ist eine sehr ungleiche. Wichtiger ist, daß der Dickdarm ein sehr verschiedenes Verhalten darbietet bei den verschiedenen Arten [van Loghem]. Er erfährt in verschiedener, teilweise gradueller Weise Verlängerung. Bei Galago und Microcebus z. B. durch Ausbildung eines kurzen Colon transversum und descendens; bei Lemur, bei den verschiedenen Arten in verschiedenem Grade, durch Bildung einer Schleife, deren Spitze die Flexura coli dextra darstellt. Diese Schleife kann derart auswachsen, daß sie sich abermals umknickt. Endlich erfährt die Colonschleife weitere Komplikation bei Perodicticus, namentlich aber bei Propithecus, indem sie während der Entwicklung des Individuums sich spiralig einrollt, bei Propithecus (Fig. 517) in dem Maße, daß sie eine Scheibe konzentrisch angeordneter Darmwindungen darstellt, welche an die Darmscheibe (I, Fig. 224) der Ruminantia erinnert. Zur Zeit fehlt jede Einsicht in den Zusammenhang dieser postcökalen Verlängerung des Darmes mit der Nahrung. Diese besteht aus Früchten und Blättern; die meisten Arten genießen nebenher Insecten, Eidechsen, junge Vögel und dergleichen.

Die Leber schließt sich nach G. Ruges Untersuchung an die Leber niedriger stehender Säuger, andererseits an die der Platyrrhinen an. Ersteres gilt namentlich für die Lorisinae. Deren primitivem, indifferentem Ver-

halten nähert sich Tarsius am meisten, während Chiromys und die Lemurinen sich weiter entfernten, was sich darin ausspricht, daß die Leber ihre Glockenform mit starker Ausdehnung ihrer Abschnitte beckenwärts verliert, breiter und flacher wird, d. h. in dorsoventraler Richtung sich stärker entfaltet, während ihre Höhenausdehnung abnimmt. Verkürzung des Rumpfes in Verbindung mit Umfangszunahme des Thorax und Abflachung des Diaphragma, gegenüber dem ursprünglich schmalbrüstigen, kielförmigen Thorax mit konvexerem Diaphragma, spielt hierbei eine Rolle. Beständig tritt in deutlicher, selbständiger Entfaltung der Lobus centralis, der rechte und linke Seitenlappen und der Hohlvenenlappen auf. Von diesen zeichnet sich der letztgenannte gegenüber den Affen durch seine Selbständigkeit aus. Eine Gallenblase ist stets vorhanden und liegt häufig tief im Leberparenchym eingeschlossen.

Vom Kehlkopf ist die retrovelare (intranariale) Lagerung der Epiglottis hervorzuheben. Letztere ist nach Göppert bei Lorisinae noch ein bedeutendes Gebilde, das aber innerhalb der Lemuroidea seine Auflösung

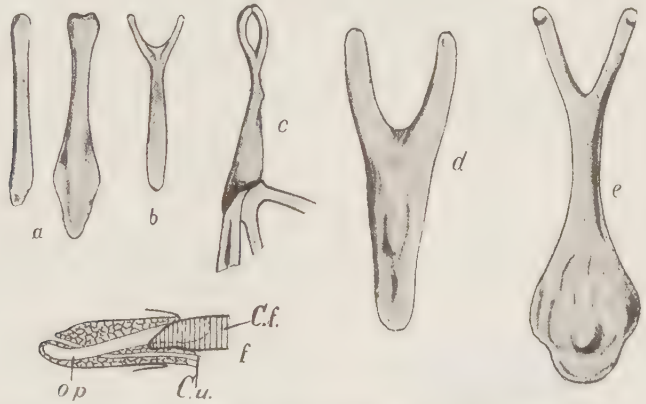


Fig. 518. Os priapi. a von Lemur, b von Lepilemur, c von Microcebus, d von Indris, e von Avahis, f die Pars libera Penis von Chirogale. 2:1. Nach Kaudern. *Op* Os priapi; *Cu* Canalis urogenitalis; *Cf* Corpus fibrosum.

erfährt in den medialen sekundären Epiglottisknorpel und in die beiden lateralen Wrisbergschen Knorpel, die cranialwärts den Eingang in die Morgagnischen Taschen, die stets vorhanden sind, überlagern. Die Epiglottis ist bei Lemur basal so gelagert, daß es zur Bildung eines median gelegenen Recessus kommt, gewissermaßen eine Vorbereitung zu einem medianen Kehlsack zwischen Epiglottis und Schildknorpel. Solcher ist aber von Halbaffen nicht bekannt. Wohl aber meint Forsyth Major aus dem Bau des Unterkiefers des erst in junger Zeit ausgestorbenen †Megaladapis Madagaskars schließen zu dürfen, daß demselben ein Brüllapparat zukam, etwa wie bei Mycetes.

Bei Indris, der in Madagaskar bekannt ist durch sein von anderen Lemuriden abweichendes lautes Geheul, kommt sonderbarerweise ein dorsal gelagerter Kehlsack vor, der hinter dem Cricoid durch eine Öffnung innerhalb der beiden ersten Trachealringe mit dem Larynx kommuniziert, im übrigen aber zwischen Trachea und Ösophagus liegt [A. Milne Edwards]. Auffallenderweise wird ein ganz gleich gelagerter Sack von Hühnereigröße

von Lemur varius nur durch Otto beschrieben. Außerdem ist ein gleichartiger Sack nur noch vom platyrrhinen Ateles, aber bereits seit Cuviers Zeit, bekannt. Im Gegensatz zu den übrigen Primaten sind die Trachealringe dorsal geschlossen.

Die Lunge ist stets gelappt, meist so, daß rechts vier, links drei Lappen auftreten.

Über die Lagerung des Herzens wird einiges zur Sprache kommen bei dem gleichen Organ der Affen. Vom Blutgefäßsystem ist zu berichten, daß an den Extremitäten arterielle und venöse diffuse Wundernetze auftreten, wie sie auch von den Xenarthra bekannt sind. Zunächst bei den Lorisinae, das ist bei den kleinen afrikanischen und orientalischen Lemuroidea, die tagsüber aufgerollt auf Baumästen, dieselben fest umgreifend, schlafen und nur nachts ihre trägen Bewegungen ausführen. Es ist aber gewagt, diese Wundernetze eben mit dieser trägen Bewegung in Verbindung zu bringen, wenn wir erwägen, daß W. Vrolik sie auch bei Tarsius entdeckte, der allerdings über Tag gleichfalls sich ruhig verhält, nachts aber in weiten Sprüngen sich bewegt.

Fig. 519. Weibliche Urogenitalorgane von Stenops. Nach W. Vrolik. *u* Urethra kommt aus der geöffneten Blase und mündet durch die Clitoris nach außen; *v* Vagina; *d* Rectum; beide abgeschnitten.

Die Lemuroidea gehören zu den Säugern mit bleibendem Descensus testiculorum, d. h. nachdem die Testikel einmal aus der Bauchhöhle herausgetreten sind und ihre definitive Lage neben resp. hinter dem Penis eingenommen haben, behalten sie weiterhin unabänderlich diese Lage in einem mehr oder weniger deutlichen Scrotum. Diese Einrichtung muß bei ihnen schon lange bestehen, da einmal die Testikel früh die Bauchhöhle verlassen, ferner das Scrotum bei verschiedenen Arten nicht mehr durch die Verlagerung der Hoden erst entsteht, sondern bereits aus eigener, unabhängig gewordener Skrotalanlage, mit welcher gepaart ist eine Modifikation der Hautdecke durch warziges Äußere, Drüsenreichtum, glatte Muskulatur, kurz allen Eigenschaften der Area scroti (I, S. 374). Stets ist ein Cremastersack vorhanden, nur durch den Musc. transversus, zuweilen auch noch durch den Musc. obliquus internus gebildet.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen die Glandulae vasis deferentis. Im Gegensatz zu den übrigen Primaten münden bei den Lemuroidea die Glandulae vesiculares nicht in das Vas deferens aus, sondern mit eigenen Mündungen auf dem Veru montanum. Einzig Chiromys

weicht hiervon ab durch Fehlen der Glandulae vesiculares. Prostatadrüsen sind stets vorhanden.

Der Penis ist, wie bei den Primaten überhaupt, ein Penis pendulus. Seine Eichel oder Pars libera ist gestreift, gefurcht oder mit Papillen oder Hornstacheln versehen. Er enthält einen Penisknochen von sehr verschiedener Gestaltung (Fig. 518) bei madagassischen und nicht madagassischen Arten, die sich aber nach Kaudern (1910) auf eine gemeinsame Grundform zurückführen läßt, wie sie am ehesten durch Lemur vertreten wird.

Wichtig sind die Unterschiede des weiblichen Geschlechtsapparates von dem der Anthropoidea. Der Uterus ist zweihörnig und die Clitoris wird bei den Lorisidae von der Urethra durchbohrt (Fig. 519). Lange bekannt ist, daß sie bei Chiromys etwas unterhalb der Mitte in die Vagina einmündet. Ähnliches Verhalten fand Pehrson (1914) auch bei Lemur mongoz, während andere Lemuriden, wie auch Pocock (1915) berichtet, eine an der Unterseite von einer Harnrinne durchzogene Clitoris haben. Diese hat eine mit einem Corpus cavernosum und einem Praeputium versehene Glans clitoridis und ein vor dem Vorderende des Corpus fibrosum gelegenes Os clitoridis, dessen Spitze bei Chirogale selbst gabelförmig gespalten ist.

Die allgemein vorkommende Placentaform ist die einer diffusen, adeciduaten mit großer Allantois, von der die Vaskularisierung der epitheliochorialen Placenta (Chorion) ausgeht. Ein Dottersacks-Placenta, wenn sie überhaupt auftritt, ist nur eine vorübergehende. Dieser Placentatypus unterscheidet sich also scharf von dem der Insectivora sowie von dem der Affen.

Als Regel wird nur ein Junges geworfen, das in einem der Uterushörner seine Entwicklung durchläuft. Es wird behaart geboren und klammert sich an der Mutter fest; bei den Lemuren umgreift es hierbei die Lendengegend.

Diagnose. Die Lemuroidea sind baumbewohnende Dämmerungs- oder Nachttiere mit insectivorer, frugivorer oder omnivorer Diät, dichter Behaarung und meist langem Schwanz, der niemals ein Greifschwanz ist. Analdrüsen fehlen. Zitzen meist ein Paar pektorale, häufig daneben ein Paar abdominale, ausnahmsweise nur ein Paar inguinale. Pollex und Hallux spreizbar, wenn nicht opponierbar; letzterer stets mit Plattnagel; 2. Fußzehe hat stets eine Kralle; übrigens besteht die Nagelbekleidung aus Platt- oder Kuppennägeln. 4. Zehe die längste, 2. Finger der Hand klein, zuweilen rudimentär. Frontale und Jugale bilden Orbitalring durch den die Orbita in weiter Verbindung mit der Temporalgrube bleibt. Foramen lacrymale am Rande oder außerhalb der Orbita. Tympanicum bleibt entweder ein freier Halbring innerhalb der Bulla auditiva, oder es beteiligt sich am Aufbau der letzteren. Foramen rotundum meist mit Fissura sphenoidalis vereinigt. Interparietale häufig vorhanden. Unterkieferhälften meist unverschmolzen. Foramen entepicondyloideum fehlt nur Perodicticus. Centrale Carpi meist frei. Trochanter tertius gewöhnlich vorhanden. Verlängerung des Tarsus durch Verlängerung von Calcaneus und Naviculare erzielt. Kleinhirn wird nur unvollständig von Großhirnhemisphären bedeckt, die bei mittelgroßen und großen Formen nach Affentypus gefurcht sind. Gebiß diphyodont; bei

den recenten $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ mit Änderungen im antemolaren Teil: meist so, daß die oberen I klein, mit medianem Intervall und orthodont, die unteren sowie der incisiviforme C aneinander geschlossen und geneigt sind; M drei- oder vierhöckerig. Magen einfach; Coecum vorhanden. Colon häufig mit Schleife. Testikel skrotal; Glandulae vasis deferentis fehlen; Glandulae vesiculares münden auf Veru montanum. Penis pendulus mit Penisknochen. Uterus bicornis; Clitoris mit Os clitoridis, kann von der Urethra durchbohrt sein. Placenta diffus, megallantoid und adeciduat. In der Regel wird nur ein Junges geworfen.

Geographische Verbreitung. In der Jetztzeit haben die Lemuroidea eine engbegrenzte Verbreitung. Hauptsächlich bewohnen sie Madagaskar, wo sie ungefähr die Hälfte der dort lebenden Säuger ausmachen und überall sich finden, selbst in kleinen Waldungen. Auf Madagaskar beschränkt sind die Chiromyinae, Indrisinae und Lemurinae, kurz all die Halbaffen, deren ringförmiges Tympanicum frei in der Bulla auditiva liegt. Bei allen übrigen zeigt das Tympanicum das gewöhnliche Verhalten und diese finden sich in der äthiopischen und orientalischen Region, und zwar in deren tropischem, bewaldetem Teil. Es sind die Galaginae, die an der Ostküste Afrikas bis Natal vertreten sind und in verschiedenen Arten auch in Zentral- und West-Afrika vorkommen. Hier, und zwar an der Goldküste, Kalabar und Kamerun leben ferner die naheverwandten Genera Arctocebus und Perodicticus, beide Vertreter der Lorisinae, die übrigens durchaus orientalisch sind. Es sind Loris gracilis im Südosten von Britisch-Indien und Ceylon; Nycticebus tardigradus in mehreren Varietäten von Java, Sumatra, Cochinchina bis Bengalen. Die Verbreitung der Halbaffen über Afrika südlich von der Sahara, über Madagaskar, Süd-Indien, Ceylon, den indo-australischen Archipel bis Sumatra und Java gab Anlaß, an eine frühere Landverbindung dieser getrennten Fundorte zu denken, an einen untergegangenen Kontinent Lemuria, dessen Randgebiete bestehen blieben, während er in der Hauptsache zum Indischen Ozean einsank, aus dem noch als seine Bruchstücke die Amiranten, Komoren, Seychellen und Mauritius hervorragen. Bezüglich dieser Frage sei auf Bd. I, S. 19 sowie auf S. 717 verwiesen.

(S. Tabelle auf S. 735.)

Taxonomie.

Die wichtigsten Merkmale dieses Tribus sind in nebenstehender dichotomischer Übersicht genügend dargelegt. Aus derselben erhellt auch, daß sich die Unterordnung durch eine Reihe auffälliger Charaktere in eine madagassische und eine äthiopisch-orientalische Familie zerlegen läßt.

1. Familie: LEMURIDAE. Dickwollig behaarte Tiere, höchstens von Fuchsgröße und sehr variabler Färbung, Schnauze meist lang. Hinterextremitäten mäßig länger als die vorderen, Schwanz lang, buschig behaart. Processus spinosi der letzten thorakalen und der lumbalen Wirbel nach vorn gerichtet. Im typischen Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ können die oberen I rudimentär werden oder ausfallen. $P\frac{3}{3}$ meist caniniform; obere M mehr oder weniger trituberkulär, $M\frac{3}{3}$ mit Hypoconulid. Es lassen sich 2 Abteilungen unterscheiden.

Die 1. Unterfamilie: **Lemurinae**, gruppiert sich um Lemur und hat einen normal gebauten Tarsus. Hierher gehört LEMUR L. Schnauze nach

Dichotomische Übersicht über die recenten Lemuroidea.

Annulus tympanicus liegt ringförmig in Bulla auditiva. Carotis interna tritt durch For. caroticum post. in Bulla, also hinter ihr, durchzieht dieselbe und geht durch Basisphenoid in Schädelhöhle. Jugale berührt Lacrymale. Os planum ethmoidei fehlt in Orbita. Ethmoturbinale I klein, bedeckt Maxilloturbinale nicht. — Madagassisch.
I. Familie: ***Lemuridae***

- Mit Ausnahme der 2. Zehe haben alle Nagelphalangen Plattnägel. Schneidezähne nicht nagezahnartig. Großhirnhemisphären bedecken Cerebellum.
  - $I\frac{2-0}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Gesichtsschädel meist lang. Obere M mehr oder weniger trituberkulär. M_3 mit Hypoconulid. P_3 mehr oder weniger caniniform. Knöcherner Gaumen reicht ungefähr bis M 2. Tarsus nicht verlängert. Foramen caroticum bedeckt. Neben zwei pektoralen zuweilen zwei inguinale Zitzen. ***Lemurinae*** 1.
  - $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Gesichtsschädel kurz. Obere M mehr oder weniger trituberkulär. M_3 mit reduziertem oder fehlendem Hypoconulid. P_2 mehr oder weniger caniniform. Knöcherner Gaumen reicht bis oder hinter M 3. Tarsus verlängert. Foramen caroticum offen. ***Chirogaleinae*** 2.
  - $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$ oder $I\frac{2}{1}$ $C\frac{1}{1}$. Gesichtsschädel kurz. Obere M groß, quadrituberkulär. M_3 mit reduziertem oder fehlendem Hypoconulid. P_2 zusammengedrückt. Knöcherner Gaumen endet vor oder gegenüber M 3. Tarsus nicht verlängert. Foramen caroticum bedeckt. Zwei pektorale Zitzen. ***Indrisinae*** 3.
- Nur der Hallux hat einen Plattnagel. I nagezahnartig. Cerebellum unbedeckt.
  - $I\frac{1}{0}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{1}{0}$ $M\frac{3}{3}$ oder $I\frac{1}{1}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{1}{0}$ $M\frac{3}{3}$. Vorderzähne nagezahnartig, permanent wachsend. Gesichtsschädel kurz. Nur zwei inguinale Zitzen. ***Chiromyinae*** 4.

Annulus tympanicus beteiligt sich an Bildung der Bulla auditiva. Carotis interna verläuft außerhalb derselben; tritt vor ihr durch For. lacerum anterius in Schädelhöhle. Jugale mehr oder weniger durch Maxillare von Lacrymale getrennt. Os planum ethmoidei vorhanden. Ethmoturbinale I sehr groß, bedeckt Maxilloturbinale. $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Äthiopisch oder orientalisch.
II. Familie: ***Lorisidae*** (Nycticebidae).

- P^4 kleiner als M, zweispitzig mit einer äußeren Spitze, Hypoconus reduziert oder fehlend. Calcaneus und Naviculare normal kurz. Proc. spinosi der Hals- und des 1. Brustwirbels vertikal vorspringend. Zwei pektorale Zitzen. ***Lorisinae*** 5.
- P^4 so groß wie M, submolariform oder dreispitzig, mit zwei äußeren Spitzen; mit Hypoconus. Calcaneus und Naviculare verlängert. Proc. spinosi der Hals- und des 1. Brustwirbels nicht vorspringend. Zwei pektorale und zwei inguinale Zitzen. ***Galaginae*** 6.

Art eines Fuchses verlängert, Schwanz wenigstens von halber Körperlänge. Zwei pektorale Zitzen. Obere I klein aber gleich groß. P^4 ist fast bis auf das Ausmaß der vorderen P reduziert. An den oberen M ist die hintere Spitze des Talon verkümmert; nach innen von der vorderen ist das Cingulum

stark vergrößert. Der harte Gaumen reicht bis oder hinter $M\frac{2}{}$. Über die Umgrenzung der Arten, die auf Madagaskar und die Komoren beschränkt sind, gehen die Ansichten auseinander, infolge der Variabilität des Haarkleides, das auch dem Geschlechte gemäß verschieden ist. So ist bei *L. macaco* L. das Männchen schwarz, das Weibchen rot mit weißen Schnurr- und Ohrhaaren. Die auffälligste Variabilität im Haarkleid zeigt *L. mongoz* L., zu der nach A. Milne Edwards und Grandidier zahlreiche, als Arten beschriebene Varietäten gehören. Eine der am häufigsten eingeführten Arten ist *L. catta* L.; sie ist weniger als die übrigen an Bäume gebunden und hat einen schwarzgeringelten grauen Schwanz. Bei *L. brunneus* beginnt die Reduktion der oberen I und beginnt Verlagerung der äußeren I hinter die C. Bei Hapalemur Is. Geoffr. mit zwei pektoralen und zwei inguinalen Zitzen geht dieser Prozeß weiter und führt bei *H. griseus* Geoffr., mehr noch bei *H. simus* Gray dazu, daß der äußere I ganz, der innere I teilweise hinter dem oberen C liegt. $P\frac{4}{}$ ist breit; obere M unterscheiden sich von denen von Lemur durch unbedeutendes Cingulum. Centrale Carpi fehlt. Letzteres ist auch der Fall bei Lepilemur Is. Geoffr., bei welchem Genus die oberen I ganz fehlen oder rudimentär sind. Die etwa 7 Arten sind kleine Tiere mit kleinem Intermaxillare, kurzer Schnauze und aufgeblähtem Mastoid und Squamosum, wodurch sie sich von den übrigen Lemurinae unterscheiden. Der Schwanz ist kürzer als der Körper. An $M\frac{2}{}$ und $\frac{3}{}$ ist die hintere Talonspitze rudimentär, das Cingulum bildet aber eine niedrige Spitze; $M\frac{3}{}$ ist dreispitzig; $P\frac{4}{}$ kaum verkleinert. In diese Gruppe gehört endlich noch Mixocebus Pet.

Die 2. Unterfamilie: **Chirogaleinae**; galten früher als madagassische Vertreter der afrikanischen Galaginae, wegen der gemeinsamen Verlängerung von Naviculare und Calcaneus. Sie haben aber dieses auffällige Merkmal auch mit Tarsius gemein, woraus hervorgeht, daß diese Anpassung an die hüpfende Bewegung, obwohl unter Lemuroidea einzig bei ihnen vorkommend, kein Beweis direkter Zusammengehörigkeit ist, sondern ein Erbstück derselben, das bei einzelnen Arten unabhängig voneinander noch zur Ausbildung kommt, am geringsten noch bei den Chirogaleinae. Hierher gehören die kleinsten Lemuridae: die auf Madagaskar beschränkten nokturnalen Genera Chirogale E. Geoffr., Microcebus Is. Geoffr. und Opolemur Gray (Altilemur). Sie haben gemeinsam einen kurzen, gerundeten Schädel mit großen Augen, lange Hinterextremitäten mit verlängertem Fuß, langen Schwanz und große Ohren. Im Gebiß ist I^1 größer als $I\frac{2}{}$; $P\frac{4}{}$ kleiner als $M\frac{1}{}$. Bezüglich der M und der Fensterung des harten Gaumens besteht Verschiedenheit. Der harte Gaumen reicht bis oder hinter $M\frac{3}{}$. Das Mastoid ist bei Chirogale aufgebläht. Microcebus und Opolemur häufen während der guten Jahreszeit, namentlich im Schwanz, Fett an und verbrauchen es während der Trockenzeit, während welcher sie in torpidem Zustand sind.

3. Unterfamilie: **Indrisinae**. Ausschließlich arboricole Tiere Madagaskars mit langen Hinterextremitäten, mit denen sie auf dem Boden, teilweise durch weite Sprünge, sich fortbewegen, wobei die Arme über den Kopf gehalten werden. Letztere haben mehr oder weniger deutlich eine an eine beginnende Fallschirmbildung erinnernde Hautfalte. Alle Finger behaart, die des Fußes bis zur 2. Phalanx durch eine Spannhaut verbunden, mit Ausnahme des sehr großen Hallux. Daumen wenig opponierbar, Schwanz

verschieden lang. Zwei pektorale Zitzen. Coecum groß, spiralig aufgerollt. Gehirn groß. Am Thorax übertrifft der transversale Durchmesser den dorso-ventralen bedeutend. 8—9 Lumbal- und bis zu 4 Sakralwirbel. Nach der gewöhnlichen Deutung [Leche] hat das Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$; nach anderen $I\frac{2}{1}$ $C\frac{1}{1}$. Im Milchgebiß: $Id\frac{2}{2}$ $Cd\frac{1}{1}$ $Pd\frac{3}{3}$, ist der untere C rudimentär (S. 729). Diese Familie umfaßt die größten Lemuroidea. Unter ihnen ragt durch eine Rumpfgröße von reichlich 60 cm INDRIS E. Geoffr. (Lichanotus Illig.) hervor; mit rudimentärem Schwanz, kurzen Ohren und auffällig großen Gliedmaßen. Obere I fast gleich. Centrale carpi fehlt. Nur eine Art *I. brevicaudatus* Geoffr. mit verschiedenfarbigem, langem, wolligem Pelz. — PROPITHECUS Benn. Die etwa 3 Arten mit zahlreichen Unterarten und Varietäten haben gemeinsam ein seidenartiges, langes Haarkleid und langen Schwanz. Die inneren oberen I überragen die äußeren und sind durch ein geringes Intervall voneinander getrennt. Der Carpus hat noch ein freies Centrale. Dies fehlt abermals bei der abgeleiteten Form AVAHIS Jourd. (Microrhynchus Jourd.). Die einzige, dichtwollig behaarte Art *A. laniger* Gm. mit mehr als körperlangem Schwanz, kleinen verborgenen Ohren, kurzem Gesichtsschädel, langer, schräger Symphyse des Unterkiefers, der hinten hoch und breit ist. Innere I, durch breites Intervall getrennt, sind kürzer als die äußeren.

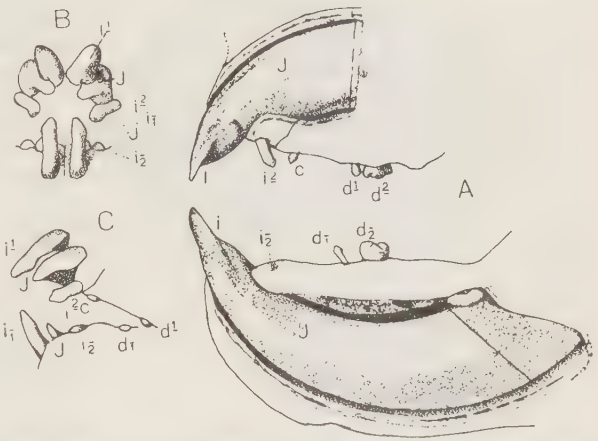


Fig. 520. A Gebiß eines im Zahnwechsel begriffenen Männchens von Chiromys madagascariensis von der linken Seite mit bloßgelegten Wurzeln der bleibenden Schneidezähne *J*. *c* Caninus; d^1, d^2 und d_7, d_8 Milchbackenzähne; i^2, i_8 hintere Milchincisivi. B, C Vorderbezahnung eines neugeborenen Individuums von vorn und von der Seite i^1, i_7 erster Milchincisivus, übrige Bezeichnung wie in A. Nach Peters.

4. Unterfamilie: **Chiromyinae**. Das einzige Genus CHIROMYS G. Cuv. (Daubentonia E. Geoffr.) wurde früher des Gebisses wegen den Rodentia zugerechnet, da die großen Vorderzähne oben und unten nagezahnartig sind mit bleibendem Wuchs von persistierender Pulpa aus und nur an der Vorderseite mit Schmelz bedeckt (Fig. 520). Hinter ihnen folgt oben C, 1 P und 3 M; unten nur 3 M. Das Milchgebiß hat oben 5, unten 4 Zähne. Die oberen entsprechen id^1, id^2, cd, m 1—3. Demgemäß ist der obere bleibende Vorderzahn als I^1 zu deuten, da er den vordersten der beiden Milchvorderzähne ersetzt. Hält man diese aber für id^2 und id^3, so wäre er als I^2 zu zählen. Früher galt der untere definitive Vorderzahn ebenfalls als I. Seit Winge hält man ihn gewöhnlich für den C. Er bricht zwischen dem 1. und 2. Milchvorderzahn durch und ersetzt den vordersten derselben. Deutet man nun diesen als cd, so ist der folgende ein pd, woraus folgen würde, daß Chiromys oben 2, unten 3 Milchbackenzähne

hätte. Im definitiven Gebiß lautet aber die Prämolarformel $P\frac{1}{0}$. Danach würde man eher oben einen Milchbackenzahn erwarten [Stehlin]. Anatomisch würde die Formel des permanenten Gebisses am wahrscheinlichsten lauten: $I\frac{1}{1}$ $C\frac{1}{0}$ $P\frac{1}{0}$ $M\frac{3}{3}$. Nach Stehlin spricht aber die Reihe: Tarsius — +Necrolemur — +Plesiadapis — +Chiromyoides — +Heterochiromys — Chiromys mehr für die Formel $I\frac{1}{0}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{1}{0}$ $M\frac{3}{3}$. Trotz ihrer Größe werden die vordersten Zähne nicht eigentlich zum Nagen gebraucht, wohl aber zum Beißen von Löchern, um weicher Fruchtteile innerhalb der Schale, um des Markes innerhalb des Rohres, um der Insecten unterhalb der Rinde habhaft zu werden, wobei der lange, dünne Mittelfinger (Fig. 512) mithilft. Der Gelenkkopf des Unterkiefers liegt im gleichen Niveau mit der Kaufläche der niedrigen Backenzähne mit undeutlichen Höckern. Der Processus coronoideus rückt nach vorn in Zusammenhang mit der Zunahme des Musc. temporalis und Masseter. Abgesehen von dem Hallux mit Plattnagel, besteht die übrige Nagelbekleidung aus einer Art Krallen, die aber noch mehr den Charakter von scharfen Kuppennägeln haben wie bei den Hapalidae (S. 721). Die einzige, als Ay-Ay bekannte Art: *Ch. madagascariensis* Gm., von Sonnerat in Madagaskar entdeckt, ist ein Nachttier von Katzengröße mit rundem Kopf, großen nackten Ohren und buschigem Schwanz, das in Bambusgebüschen lebt.

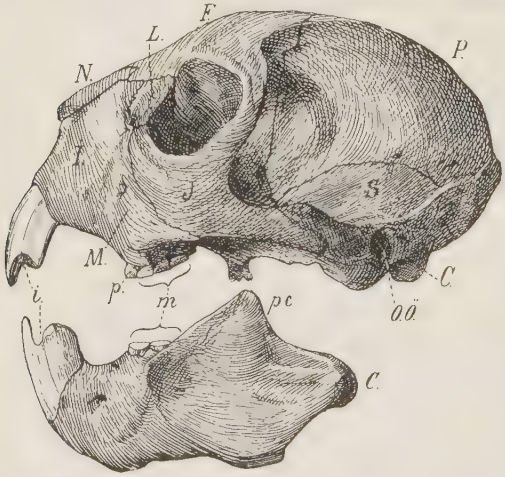


Fig. 521. Chiromys madagascariensis. $^3/_4$ nat. Gr. Schädel: *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *OÖ* Ohröffnung; *P* Parietale; *S* Squamosum. Unterkiefer: *C* Condylus mandibulae; *pc* Processus coronoideus; *i* Incisivi; *p* Praemolares; *m* Molares.

II. Familie: LORISIDAE. Unsere Tabelle enthält die wichtigsten anatomischen Merkmale. Diesen sei noch hinzugefügt, daß die Lorisidae sich auszeichnen durch kurzen oder fehlenden Schwanz, zwei pektorale Zitzen, kleine Ohren und kurzen bis rudimentären Index. Im antemolaren Gebiß sind die medialen oberen I durch ein Intervall getrennt. $P\frac{4}{4}$ ist häufig vergrößert. $M\frac{1}{1}$ und $M\frac{2}{2}$ trituberkulär mit Hypoconus am Cingulum. Unterer C incisiviform. Mastoid aufgebläht, in Kommunikation mit Bulla auditiva. Außerhalb Madagaskars lebend, tritt die:

1. Unterfamilie: **Lorisinae** in Afrika und Asien auf. Sie unterscheiden sich sofort durch die fast gleichlangen Extremitäten, normalen Tarsus, durch den Besitz von nur zwei pektoralen Zitzen, kleinen Ohren und kurzem oder rudimentärem Zeigefinger. Schädel kurz mit weitem Hinterhaupt und großen, nach vorn gerichteten Orbitae. Die Processus spinosi des 12. und 13. Thorakalwirbels sind nach hinten gerichtet. Es sind durchaus auf Bäumen lebende Nachttiere mit langsamer Bewegung, begleitet vom sicheren

Griff der kräftigen Gliedmaßen, die den meist plumpen, dichtbehaarten Körper tragen. Sie nähren sich von Früchten und kleinerem Getier und bewohnen das tropische Indien mit Einschluß der großen Sunda-Inseln und West-Afrika. Über die Reduktion der oberen I bei den 4 Genera gibt Fig. 515 Aufschluß.

Perodicticus Benn. mit *P. potto* Bosman von Sierra Leone und dem Kongo-Gebiet, hat einen etwas längeren Schwanz und einen auf einen nagellosen Stumpf reduzierten Miniatur-Index gegenüber Arctocebus Gray, *A. calabarensis* Smith von Alt-Kalabar und Kamerun, bei dem außer dem Zeigefinger auch Finger III rückgebildet ist (Fig. 504 u. 505).

Unter den zwei orientalischen Genera zeichnet sich Loris E. Geoffr. (Stenops Kuhl), mit der einzigen Art *L. gracilis* E. Geoffr. vom Festland Indiens und von Ceylon, durch schlankeren Rumpf, längere Gliedmaßen und außerordentlich große Augen aus. Die dementsprechend großen Orbitae reduzieren die Interorbitalbreite auf ein Minimum. Obere I klein, aber gleichgroß. Der kleine Index hat noch 3 Phalangen, ebenso wie bei Nycticebus E. Geoffr. Dessen obere innere I sind größer als die äußeren, die häufig wegfallen. Die einzige Art, *N. tardigradus* L., verbreitet sich von Bengalen über Cochinchina, Malakka bis Sumatra und Java und bietet dementsprechende Farbenvarietäten.

2. Unterfamilie: **Galaginae.** Kleine, auf das tropische, waldreiche Afrika beschränkte Lemuriden, denen früher die Chirogaleinae angereiht wurden. Sie haben mit diesen die stabförmige Verlängerung von Calcaneus und Naviculare gemein (S. 514), nur stärker ausgebildet und nähern sich hierin Tarsius, doch ist die Fibula nicht mit der Tibia verwachsen, auch hat die 3. Zehe einen Plattnagel und ist ebensowenig wie die 2. zurückgebildet. Dementsprechend sind die Hinterextremitäten weit länger als die vorderen.

Das einzige Genus Galago E. Geoffr. mit den Subgenera Otolemur Coqu., Otolicnus Illig. und Hemigalago Dahlb. hat die oberen I klein mit hinterer Cingulumspitze; der obere 1. P ist caniniform und von der Größe von M^1. Übrigens sind die M mehrspitzig mit starkem Cingulum. Das Mastoid ist zu einem Hohlraum aufgebläht, der mit der Trommelhöhle kommuniziert. Der 12. und 13. thorakale Wirbel hat den Processus spinosus nach vorn gerichtet. Die dichtbehaarten Tiere haben einen langen, buschigen Schwanz, große einander genäherte Augen, große häutige Ohren mit faltbarem Hinterrande, zwei pektorale und zwei inguinale Zitzen. Am bekanntesten ist *Galago* (Otolicnus) *galago* Schreb., in ganz Ost-Afrika von Abyssinien bis Natal. Hemigalago Dahlb., mit der Art *H. Demidoffi* Fisch. nebst anderen Arten findet sich an der Westküste und in Zentral-Afrika.

Vorgeschichte der Lemuroidea.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Im Anschluß an das auf S. 716 Gesagte betreten wir in der Phylogenie der Lemuroidea erst sicheren Boden, wenn wir uns mit der Untersuchung der † Plesiadapidae beschäftigen. Diese Familie umfaßt Formen aus dem europäischen wie aus dem nordamerikanischen Alttertiär, die nach den Untersuchungen von Stehlin (1915) in die engere Verwandtschaft des recenten madagassischen Fingertiers (Chiromys) gehören.

1. Familie: +Plesiadapidae.

Gebiß einseitig spezialisiert, Vordergebiß ähnlich wie bei den Soriciden, noch mehr aber wie bei den Chiromyiden zu einem Nagegebiß umgestaltet; ob der untere Nagezahn als Schneidezahn oder als Eckzahn zu deuten ist, bleibt einstweilen unsicher: der obere Antagonist ist sicher ein Schneidezahn (I^2 ?). Die übrigen Zähne des Vordergebisses sind entweder reduziert oder fehlen. Struktur der Backenzähne sehr an die recenter Lemuroidea erinnernd. +*Plesiadapis* Lem. ($\frac{2.0.3.3}{1.0.3-2.3}$) aus dem Paleocän Frankreichs (Cernaysien) bis Sparnacien und Paleocän Nord-Amerikas (die letzteren meist als Arten der Gattungen +*Nothodectes* Matth. et Granger und +*Pronothodectes* beschrieben). +*Phenacolemur* Matth. (+Ph. praecox Matth. und +Ph. citatus Matth.) aus dem Untereocän Nord-Amerikas (Wasatch Beds) hat Molaren, die denen von +Paramys, einem der ältesten Nagetiere, ähnlich sind [Schlosser]. Unterkiefergebiß: 1. 0. 1. 3. In die Verwandtschaft dieser Gattung gehört +*Labidolemur* Matthew et Granger aus dem Paleocän Nord-Amerikas (Unterkiefergebiß: 1. 0. 1. 3). Vielleicht

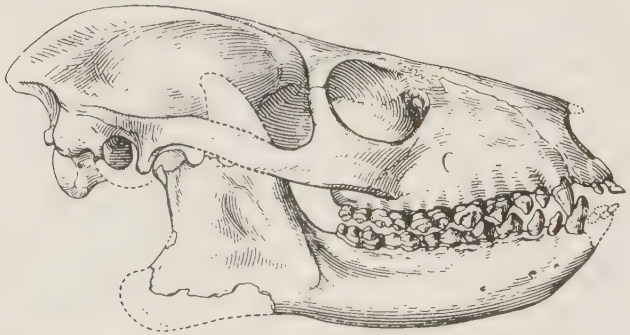


Fig. 522. Notharctus Osborni Greg. aus dem Mitteleocän von Wyoming. Wenig verkleinert. Nach Gregory.

gehört das obere Gebiß von +*Ignacius* Matth. et Granger zu derselben Gattung und Art (+Labidolemur soricoides M. et Gr.).

Die von Stehlin als +Chiromyoides campanicus Gervais beschriebene Art aus dem Paleocän von Cernays bei Rheims gehört wahrscheinlich zu +Plesiadapis.

Der lebenden Gattung Chiromys steht am nächsten die Gattung +*Heterohyus* Gervais (= +Heterochiromys Stehlin) aus den Phosphoriten des Quercy, Frankreich (unteres und mittleres Eocän). Zahnformel: $\frac{2.1.1.3}{1.0.2.3}$. Der Unterkiefer ist kurz und hoch, der untere Nagezahn ist groß und das seine Außenseite bedeckende Schmelzband reicht bis zur Wurzel des Zahnes. Verschiedene Funde von Zähnen und Unterkieferfragmenten aus den süddeutschen Bohnerzen gehören hierher.

Es ist einstweilen noch nicht das letzte Wort darüber gesprochen, ob die nordamerikanischen Formen der +Plesiadapidae durchaus in die Verwandtschaft der europäischen gehören oder ob nicht vielleicht weitgehende Konvergenzerscheinungen eine solche Verwandtschaft vortäuschen. Ich möchte das erstere für wahrscheinlicher halten.

2. Familie: †Adapidae.

Die hierher gehörigen Gattungen sind aus dem Eocän von Nord-Amerika und Europa bekannt. Von †*Adapis* Cuv., †*Pronycticebus* Grandid. und †*Notharctus* Leidy liegt der Schädel, von †Notharctus nahezu das ganze Skelet vor, das von Gregory (1920) eingehend beschrieben wurde. Schädel niedrig, breit, bei †Adapis mit hohem Sagittalkamm. Augenhöhlen hinten durch Knochenspange gegen die Temporalgrube abgegrenzt. Schnauzenpartie lang, schmal, Unterkieferäste bei höher spezialisierten Gattungen durch feste Symphyse verbunden. Backenzähne im allgemeinen sehr primitiv; sie erinnern ebensowohl an Backenzahntypen primitiver †Protungulaten (z. B. †Hyopsodus) wie an solche von echten Lemuriden. Der sehr lemurenähnliche Schädel weist durch das Verhalten des Tympanicums, das als freier Ring in der vom Petrosum gebildeten Bulla liegt, bestimmte Ähnlichkeiten mit den madagassischen Lemuren auf. Das Gehirn ist sehr primitiv, soweit aus den Ausgüssen der Hirnhöhle dieser Schluß möglich ist. Das Skelet hat weitgehende Ähnlichkeit mit dem der Lemuriden, speziell in der Struktur des Calcaneus und Astragalus, der Metapodien und Zehenglieder [Gregory 1920, Schlosser 1923].

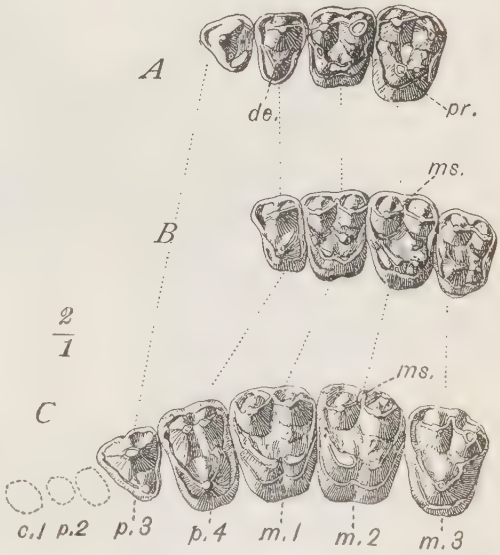


Fig. 523. A Pelycodus frugivorus. Wasatch. $^2/_1$ nat. Gr. B Notharctus nunienus. Wind River. $^2/_1$ nat. Gr. C Notharctus spec. Bridger. $^2/_1$ nat. Gr. (Entwicklung der oberen Molaren der Notharctinen.) Nach H. F. Osborn, 1902.

Zu den am besten bekannten Gattungen gehört †*Pelycodus* Cope aus den Wasatch Beds von Wyoming (mehrere Arten). Mit †Notharctus zusammen bildet †Pelycodus (vielleicht auch †Aphanolemur gibbosus Granger et Gregory aus den unteren Bridger Beds von Wyoming) die Unterfamilie der **†Notharctinae.**

Die zweite Gruppe der †Adapiden, die bisher nur aus europäischen Eocänablagerungen bekannt geworden ist, wird durch die beiden Gattungen †Adapis Cuvier (1823) und †Protoadapis Lemoine (1878) gebildet. Die Zahnformel ist die gleiche wie bei allen †Adapiden: $\frac{2.1.4.3}{2.1.4.3}$.

Die durch etwa 24 gut erhaltene Schädel genauer bekannte Gattung †*Adapis* Cuv. ist im Obereocän des Montmartre (Paris) und an anderen Stellen Frankreichs (Quercy, Vaucluse, Gard), in Hordwell, ferner in den Schweizer Bohnerzen aufgefunden worden. Der von Stehlin (1912) sorgfältig beschriebene Schädel ist hinter den Orbitae stark eingeschnürt und besitzt einen stark entwickelten Sagittalkamm (Fig. 524, 525). Die Schnauze

ist relativ langgestreckt, der Processus ascendens auffallend hoch. Die Orbita ist hinten (gegen die Temporalgrube) durch eine Knochenspange abgeschlossen. Tympanicum als freier Ring entwickelt, unabhängig von der Bulla (wie bei madagassischen Lemuriden, als deren Ahne + Adapis betrachtet wird). Skelet im allgemeinen mit dem der madagassischen Lemuren übereinstimmend.

Einige Fragmente von Unterkiefern eines + Adapiden (?) aus dem Basaleocän (Paleocän) von Rheims, die zuerst Lemoine (1878) beschrieb und die neuerlich von Theilhard de Chardin (1921) überprüft und um weitere Funde aus dem Untereocän Frankreichs (Quercy) vermehrt wurden, gehören nach Stehlin und de Chardin vielleicht eher zu den + Notharctinen als in die engere Verwandtschaft von + Adapis.

Nach den letzten, sehr eingehenden Studien von Gregory (1920) dürften sich die Lemuriden aus den + Adapiden in folgender Weise weiter

Fig. 524. Adapis parisiensis Blainv., Obereocän (Ludien) Frankreichs; in nat. Gr. Nach H. G. Stehlin.

entwickelt haben: die Schädelkapsel dehnte sich nach allen Seiten hin aus, die Sagittalcrista wurde allmählich rudimentär, die Orbitae wurden größer, das ursprünglich auf das Innere der Augenhöhle beschränkte Lacrymale dehnte sich auf den Gesichtsteil hin aus, die Schnauze verkürzte sich (wohl im Zusammenhang mit der Reduktion der Sagittalcrista und beides bedingt durch die Rückbildung der Schläfenmuskulatur), und die Bulla vergrößerte sich. Das Gebiß der Lemuriden kann aus dem der + Adapiden ohne Schwierigkeit abgeleitet werden, da die Eckzähne ursprünglich stärker entwickelt gewesen und erst im Laufe der Stammesgeschichte der Lemuriden zurückgebildet worden sein dürften. Wahrscheinlich stehen die Indrisiden ganz abseits von dieser Entwicklungsreihe und sind wahrscheinlich schon frühzeitig von der Stammgruppe abgezweigt. Die Antwort auf die Frage nach den letzten Stammformen der Halbaffen ist überhaupt nicht im Alttertiär, sondern schon in oberkretazeischen Ablagerungen zu

erwarten und die in den letzten Jahren energisch in Angriff genommene Durchforschung Innerasiens, die bereits so wichtige Ergebnisse gezeitigt hat, wird hoffentlich bei weiterer Fortsetzung auch über diese Frage Licht verbreiten können. (Beschriebene +Adapis-Arten: +A. parisiensis de Blainville; +A. magnus Filhol; +A. Rütimeyeri Stehlin; +A. priscus Stehlin; +A. sciureus Stehlin. — Beschriebene +Protoadapis-Arten: +P. angustidens Filhol; P. curvicuspidens Lemoine; +P. brachyrhynchus Stehlin.)

3. Familie: Lemuridae.

Subfamilie: Lemurinae.

Die bisher bekannten fossilen Vertreter der madagassischen Lemurinen sind nur aus jungplistocänen Ablagerungen (Torfmoore von Ambolisatra, Antisirabé, Belo und in Höhlen bei Andrahomana auf Madagaskar) bekannt. Die lebende Gattung Lemur ist durch eine etwa paviangroße fossile Art +L. insignis Filhol (1895) und den Schädel einer zweiten Art (+L. Majori Standing, 1908), auffallend durch den großen Hirnhöhlenraum, vertreten; hierher gehört wohl auch +L. Jullyi Grandidier, dessen Schädel eine im erwachsenen Zustand sehr starke Sagittalcrista besitzt.

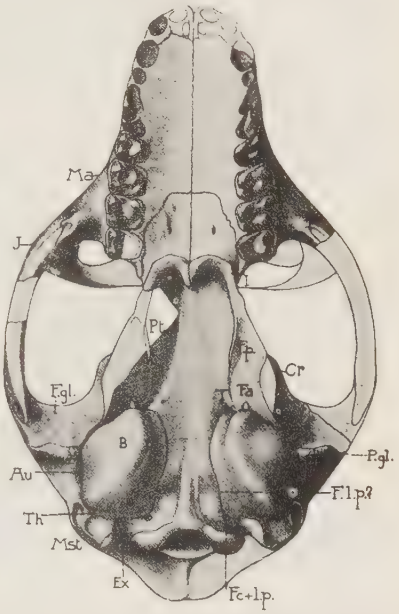


Fig. 525. Adapis magnus Filh. ca. $^4/_5\times$. Rekonstruktion der Untenansicht. Nach Stehlin. *Au* Ohröffnung; *B* Bulla ossea; *Cr* Grat in der Verlängerung des Kiefergelenkes; *Ex* Exoccipitale; *Fa* Foramen pterygospinosum; *Fc+lp* Foramen condyloideum vereinigt mit F. lacerum posterius; *Fgl* Fossa glenoidea; *Flp*? Stelle an der sich ein vorderes F. lacerum post. befunden haben könnte; *Fp* Fossa pterygoidea; *J* Incisur für einen Ast der Art. palatina descendens; *J* Jugale; *Ma* Maxillare; *Mst* Mastoid; *Pgl* Proc. postglenoideus; *Pt* Pterygoid; *T* Tubaöffnung; *Th* Tympanohyalgrube.

Subfamilie: +Megaladapinae.

In den Sümpfen von Ambolisatra auf Madagaskar wurde 1894 ein riesiger Lemuride zusammen mit Resten des erst in historischer Zeit erloschenen Riesenvogels +Aepyornis und anderen erst in jüngster Zeit ausgestorbenen Tieren entdeckt, der den Namen +*Megaladapis* erhielt (Forsyth Major, 1894). Später kamen auch in einigen Höhlen Madagaskars, so in der bei Andrahomana, weitere Reste dieses Lemuren zum Vorschein, die Lorenz (1905) ermöglichten, nahezu das ganze Skelet wieder zusammenzusetzen. Der auffallend große Schädel (der des Wiener Exemplars III ist 315 mm lang) ist lang, schmal und besonders im Gesichtsabschnitt hoch, und ist besonders dadurch bemerkenswert, daß die Nasalia am Vorderende schnabelförmig nach unten gebogen sind. Die Orbitae sind relativ klein, was darauf hinweist, daß dieser Lemuride kein Nachttier, sondern ein Tagtier gewesen ist. Forsyth Major vermutete aus der Form des Unterkiefers, daß

+Megaladapis einen Kehlsack wie die Brüllaffen hatte. Die Zahnformel lautet: $\frac{0.1.3.3}{2.1.3.3}$, der Verlust der oberen Incisiven steht mit der ungewöhnlich starken Ausbildung des oberen Eckzahnes in Verbindung. Die Zwischenkiefer scheinen gänzlich verkümmert gewesen zu sein. Im Unterkiefer ist der Eckzahn in den Schneidezahnabschnitt einbezogen, also klein und incisiviform, während die Funktion des Antagonisten des oberen Eckzahns vom unteren P_2 übernommen worden ist, der somit caniniform erscheint. Die oberen M sind trituberkulär und im allgemeinen in ihrer Struktur recht primitiv. Im ganzen schließt sich der Typus der Backenzähne enge an den von +Adapis an und es ist jetzt allgemein angenommen, daß zwischen diesen beiden Gattungen enge genetische Beziehungen bestehen. Unterschieden wurden: +Megaladapis madagascariensis Fors. Major, +M. Edwardsi Grandidier, +M. Grandidieri Standing.

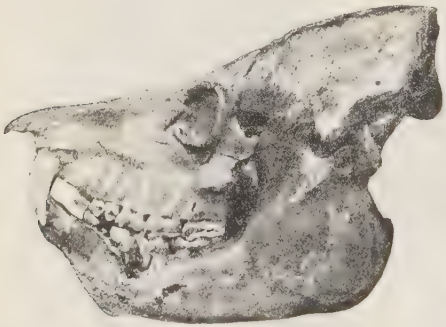


Fig. 526. Megaladapis Edwardsi. Jungquartär von Andrahomana, Madagaskar. $^2/_9$ nat. Gr. Nach L. von Lorenz.

Ein zweiter großer Lemuridae, der in die Verwandtschaft von +Megaladapis gehören dürfte, sich aber durch andere Proportionen des Femurs (nur durch diese bekannt) von +Megaladapis bestimmt unterscheidet, ist +*Megalindris Gallieni* St. genannt worden.

Subfamilie: **Indrisinae.**

In die engere Verwandtschaft der lebenden Indris gehört ein +Riesenlemur aus dem jüngeren Plistocän Madagaskars, +*Palaeopropithecus* Grandidier. Die Gebißformel ist: $\frac{2.1.2.3}{2.0.2.3}$. Der Schädel ist flach, postorbital stark eingeschnürt und die Schädelkämme sehr stark ausgebildet. Die Prämaxillaren sind vorhanden, tragen zwei Zähne jederseits und die Nasalia sind nach oben aufgebogen. Der große Meatus auditorius externus wird vom Tympanicum gebildet, die Bulla ist mäßig aufgetrieben. Auffallend ist die starke Symphysenverknöcherung des sehr kräftigen Unterkiefers. Von +Palaeopropithecus maximus Standing liegen 13 gut erhaltene Schädel vor. Außer dieser Art wurden noch unterschieden: P. ingens Grandidier und +P. Raybaudi Standing. Der letztere erreichte eine Schädellänge von 20,1 cm. Zu den auffallendsten Merkmalen von +Palaeopropithecus gehört die Torsion des Femurs (Grandidier). Im ganzen schließt sich jedoch diese Gattung an +Propithecus enge an und ist wahrscheinlich aus einer diesem sehr nahestehenden Form hervorgegangen.

Von einer zweiten Gattung aus dem Plistocän Madagaskars, die den Indrisinen einzureihen ist, +*Mesopropithecus* Standing, sind von einer Art (=M. pithecoides Standing 1908) vier Schädel bekannt. Das Gebiß schließt sich in seinem Gesamttypus an +Propithecus an, die Gebißformel ist dieselbe wie bei +Palaeopropithecus.

4. Familie: +Archaeolemuridae.

Gleichfalls aus Madagaskar, und zwar nur aus Torfmooren und Höhlen mit Einschlüssen jungplistocäner Wirbeltiere bekannt. Auch die beiden

hierher gestellten Gattungen, +*Archaeolemur* Filhol (1895) und +*Hadropithecus* Lorenz (1900), gehören zu großen Formen.

Der Schädel von +Archaeolemur Majori Filhol erreicht eine Länge von 133 mm und fällt zunächst durch den relativ kurzen Gesichtsteil im Verhältnisse zum Hirnschädel, in Verbindung mit einem großen Gesichtswinkel auf. Die großen Augenhöhlen, die hinten durch eine Spange abgeschlossen sind, sind nach vorne gerichtet. Die Region der Frontalia zwischen den Orbitae ist gewölbt. Gehörregion (Bulla und Tympanicum) wie bei den Lemuriden. Der Unterkiefer erinnert in seiner Gesamtform stark an den der echten Affen; seine Symphyse verknöchert erst im erwachsenen Zustande des Individuums. Gebißformel $\frac{2.1.2.3}{2.0\ 2.3}$, Milchgebiß $\frac{2.1.3}{2.1\ 3}$. Auch hier spielt der zweite untere Prämolar die Rolle eines Caninen und tritt mit dem oberen Eckzahn, dem echten Canin, in Abkauung, während der untere Canin in den Schneidezahnabschnitt einbezogen erscheint. Sehr auffallend ist die Form der Molaren, die in beiden Kiefern quadratisch sind und aus je zwei Höckerpaaren bestehen, die durch Querjoche verbunden sind. Unterschieden werden gegenwärtig nur folgende Arten: +Archaeolemur Majori Filhol; +A. Edwardsi Filhol (zehn fast vollständige Schädel bekannt); +A. robustus Grandidier; +A. platyrhinus Standing.

Fig. 527. Schädel von Archaeolemur Majori aus dem Plistocän von Madagaskar. $^1/_2$ nat. Gr. Nach G. Grandidier.

An +Archaeolemur schließt sich +*Hadropithecus* Lorenz an, der als der am höchsten spezialisierte Lemuride anzusprechen ist. Am auffallendsten sind die enorm entwickelten Jochbögen, die dem Schädel fast den Anblick eines Anthropomorphenschädels verleihen, ferner die starke Entwicklung des Hirnhöhlenraumes und die im ganzen stark verkürzte Form des Schädels. Der Kiefer ist durch die sehr kräftige Insertionsstelle des Masseter bemerkenswert.

Das Gesamtbild der in vieler Hinsicht ungewöhnlichen Spezialisation dieser fossilen madagassischen Primaten gestattet jedoch keineswegs, ihnen eine Sonderstellung außerhalb des Rahmens der Lemuriden zuzuweisen. Zwischen den +Archaeolemuriden und den recenten Lemuriden bestehen ebenso enge Beziehungen wie zwischen den Riesenformen der Unterfamilie der +Megaladapinen und den Lemuriden, so daß sie als einseitig spezialisierte Seitenzweige des früher viel weiter verbreiteten Stammes der Lemuriden anzusprechen sind.

II. Unterordnung: Tarsioidea.

Diese Unterordnung umfaßt das einzige recente Genus Tarsius, das durch wenige Arten ausschließlich auf den Philippinen und im westlichen Teil des indo-australischen Archipels vertreten ist. Es erscheint damit, ähnlich wie die Dermoptera und Monotremata, als ein Relikt, das sich in diesem Erdenwinkel erhalten hat, als letzter Rest eines in frühtertiärer Zeit unzweifelhaft weit verbreiteten Stammes.

In der ersten Auflage dieses Buches fand Tarsius, in Übereinstimmung mit der zu jener Zeit noch herrschenden Auffassung über seine Stellung im System, einen Platz unter den Lemuroidea oder Prosimiae, wie ich sie damals nannte. Diese Auffassung zählt auch jetzt noch Anhänger, und Woollard kommt noch kürzlich in seiner ausführlichen Monographie zu dem Schluß: „that Tarsius is a Lemur of the Lemurs and is annectant of the early primitive placentals and that standing at the base of the Primate stem it reaches forth to the Simian forms and is annectant to the Anthropoidea". Gerade diese Beziehungen zu Lemuriden und Affen wurden oben ausführlich besprochen und veranlaßten uns, auf S. 716 Tarsius eine gleichwertige, man möchte von einem strukturellen Gesichtspunkte aus sagen, eine zentrale Stellung zwischen beiden zu geben. Wir schließen uns dabei Leche (1912) an. Hervorhebend, daß Tarsius in bezug auf Schädel, Darmkanal, Mutterkuchen usw. mit den eigentlichen Affen übereinstimmt, während er sich in anderen Beziehungen den Halbaffen nähert, fährt er fort: „Dies darf uns jedoch keineswegs zu der Annahme verleiten, daß Tarsius und seine ausgestorbenen Verwandten Übergangsformen von den Halbaffen zu den eigentlichen Affen in dem Sinne vorstellen, daß sie von den ersteren abstammen und Stammväter der letzteren seien. Neuere Untersuchungen legen es vielmehr nahe, daß aus den ausgestorbenen, wenig differenzierten Verwandten des Tarsius einerseits die Halbaffen, andererseits die eigentlichen Affen hervorgegangen sind, während Tarsius selbst als einseitig umgebildeter Abkömmling dieser Stammgruppe aufzufassen ist."

Es handelt sich bei ihm um ein kaum rattengroßes Tier mit langem Schwanz mit Endquaste, langen, freien Gliedmaßen, welche in ihrem Bau die Anzeichen der arboricolen Lebensweise tragen, sich äußernd in Greifhand und -fuß mit langen, schlanken Fingern und Zehen, deren Fingerbeeren der Hauptsache nach scheibenförmig verbreitert sind. Daneben äußert sich die hüpfende Bewegung des Tieres in der auffälligen Verlängerung des Tarsus, woher der Name Tarsius entnommen ist. Der runde, kurzschnauzige Kopf weist durch die enorm vergrößerten, nach vorn gerichteten Augen auf die nächtliche Lebensweise.

Abgesehen von Bauch, Achsel und Innenseite der Schenkel, die nackt oder dünnbehaart sind, stehen im wolligen Haarkleid des erwachsenen Tieres die Haare in Gruppen von 8—15, denen aber in der Jugend Gruppen von nur 3 bis 4 Haaren vorangehen. Nur bei T. fuscus Fischer ist die Unterseite des Schwanzes beschuppt, mit 3 Haaren hinter jeder Schuppe; der schuppenlose Schwanz von T. spectrum ist zerstreut behaart. Konglobierung der Hautdrüsen zu größeren Drüsenkörpern kommt nicht vor. Von den zwei Zitzenpaaren liegt das pektorale fast axillar, das abdominale kurz vor dem After.

Hand und Fuß gleichen in mancher Hinsicht denen der Lemuroidea: zunächst in der Nagelbekleidung, die aus zugeschärften Plattnägeln be-

steht. Nur im Fuß hat Digitus II und III einen Krallennagel, den wir bei Lemuroidea nur an Digitus II antrafen. Wie bei diesen ist Zehe IV die längste, in der Hand Finger III; Finger II ist aber nicht reduziert. Neben der auffallend starken Ausbildung der Zehenballen fällt auf, daß die volaren und plantaren Sohlenballen Vereinfachung zeigen, wie ein Vergleich derselben in Fig. 528 mit Fig. 503 darlegt.

Der Schädel ist auffallend abgerundet und in seinem Schnauzenteil verkürzt; am auffälligsten ist aber der Umfang der Orbitae, deren Öffnungsebene durchaus nach vorn gerichtet ist. Die Vergrößerung der Orbita, zusammen mit der vertikalen Haltung des Kopfes übten tiefgreifenden Einfluß auf den Schädel aus, wie er sich in analoger Weise bei den Affen äußert. Die Orbitae dehnten sich durch exzessive Größenzunahme der

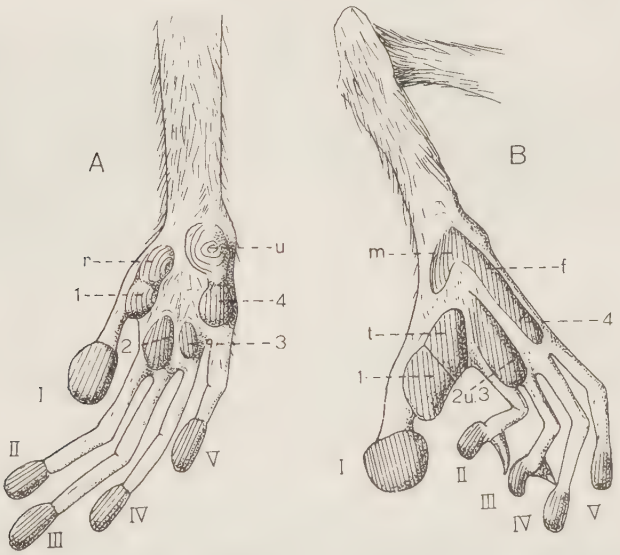


Fig. 528. Tarsius. A Hand, B Fuß von der Sohlenfläche. Nach Schlaginhaufen. *1*, *2*, *3*, *4* Interdigitale Tastballen; *f* fibularer, *m* metacarpaler, *r* radialer, *t* tibialer, *u* ulnarer Tastballen.

Augen unter dem Einfluß der nächtlichen Lebensweise außerordentlich aus. Dadurch vergrößerte sich der orbitale Fortsatz des Frontale und Jugale, unter Beteiligung des Alisphenoid, zu einer postorbitalen Platte, welche die Temporalgrube von der Augenhöhle scheidet, bis auf eine weite Fissura orbitalis. Gleichzeitig wurde hierdurch die Interorbitalbreite eingeengt, wodurch das periphere Geruchsorgan Rückbildung erlitt, die sich auch in der reduzierten Siebplatte äußert, deren Löcher auf eins reduziert sind. Damit ging auch das Rhinencephalon zurück, wie überhaupt die vordere Hirnpartie, woran sich kaudale Ausdehnung der Hemisphären anschloß, die übrigens nach Elliot Smith ausgesprochenen Lemuridencharakter besitzen. Hierdurch und durch die vertikale Haltung fand eine Verschiebung des Foramen magnum und der Hinterhauptskondylen nach vorn statt.

Um zunächst bei der Orbita zu bleiben, so nimmt an deren Umwandung ein umfangreiches Os planum ethmoidei Teil und neben diesem die Orbitalplatte des Palatinum sowie das Orbitosphenoid mit dem Foramen opticum und einem Foramen sphenorbitale. Oberhalb dieser Knochenteile bildet die ungeheure Ausdehnung des Frontale die obere Wand der Orbita. Deren ventrale Begrenzung wird zunächst geformt durch das kleine Lacrymale. Dessen kleiner facialer Teil bildet aber nur den oberen Rand des präorbitalen Foramen lacrymale; dessen unteren liefert das Maxillare. Dieses trennt in weiter Ausdehnung das Lacrymale vom Jugale. Letzterem fehlt ein Foramen malare. Ein Foramen rotundum ist vorhanden; ein selbständiges Foramen ovale fehlt.

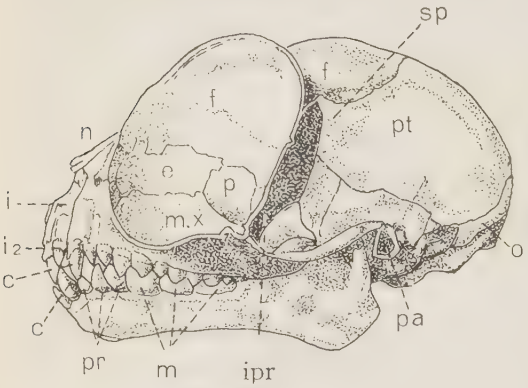


Fig. 529.

Fig. 530.

Fig. 529. Schädel von Tarsius tarsius (Erxl.). Nach Woollard. *c* Caninus; *e* Ethmoid (Os planum); *f* Frontale; *i* Intermaxillare; i_2 zweiter Incisivus; *ipr* Laterale Platte des Pterygoid; *m* Molares; *mx* Maxillare; *n* Nasale; *o* Occipitale; *p* Palatinum; *pa* Porus acusticus; *pr* Pterygoid; *pt* Parietale; *sp* Sphenoid.

Fig. 530. Tarsius tarsius Erxl. Schädel von vorn. Nach Burmeister. $^1/_1$ nat. Gr.

Die Tympanalgegend stimmt mit derjenigen der nicht-madagassischen Lemuroidea, also mit den Lorisidae, zunächst darin überein, daß das Tympanicum seine Ringform verliert durch Verbreiterung und Verbindung mit der Bulla auditiva, welche, soweit wir wissen, durch das Petrotympanicum gebildet wird. Ihre Entstehung aus einem Entotympanicum ist zwar wahrscheinlich, aber noch nicht bewiesen. Es stimmt ferner darin überein, daß es auch einen kurzen äußeren Gehörgang liefert. Bei oberflächlicher Beschauung scheint es schließlich mit den Lorisidae in der Zweiteilung der Bulla übereinzustimmen. Deren Einrichtung weicht aber bei Tarsius darin ab, daß sie nach van Kampen aus einer hinteren wenig aufgeblähten und einer vorderen sehr stark aufgeblähten Abteilung besteht, beide durch ein unvollkommenes Septum getrennt. In der oben hervorgehobenen Verlagerung der Hinterhauptscondyli nach vorn ist wohl der Grund hierfür zu suchen. Zweifellos entstand die Bulla aus einem Zustand, wie ihn ähnlich die erste Anlage derselben bei Lemuriden uns zeigt. Einer Aufblähung der hinteren Abteilung der Bullae wirkten aber die zwischen ihnen verlagerten Condyli entgegen. Sie geschah daher in der vorderen Abteilung. In der Aufblähung der letzteren möchte ich andererseits den Grund für die eigentümliche Form der Fossa pterygoidea suchen.

All diese Veränderungen am basalen Teil des Schädels sind also schließlich die Folge der Vergrößerung der Augen. Ihr Einfluß geht aber weiter. Mit der Verlagerung der Kondylen nach vorn, wird auch die Orientierung der Halswirbelsäule und damit der Carotis interna gegenüber der Bulla auditiva eine andere. Wir sahen, daß dieses Gefäß unter den Lemuroidea bei den Lemuridae durch ein eigenes Foramen caroticum posterius hinter der Bulla in diese eintritt, dieselbe in toto durchzieht und durch das Basisphenoid in die Schädelhöhle gelangt. Bei Lorisidae bleibt sie dagegen ganz außerhalb der Trommelhöhle und tritt durch das Foramen lacerum anterius (medius), also vor der Bulla in die Schädelhöhle auf ihrem Wege zur Sella turcica und zum Gehirn. Dagegen fehlt bei Tarsius, ebenso wie bei Lemuriden, wo es verdeckt ist, ein For. lacerum anterius (medius). Die Carotis interna durchbohrt die Mitte der Bulla, in der Furche ihrer Zweiteilung (s. oben) durch ein Foramen caroticum externum, das in den Canalis caroticus führt, der seinerseits die Bulla durchquert, um an der Spitze der Cochlea in die Schädelhöhle einzutreten. Dieser Zustand läßt sich, abgesehen von der lemuridenartigen Bulla, mit dem der Anthropoidea vergleichen, bei denen der Canalis caroticus auf seinem Wege zur Schädelhöhle das Petrotympanicum durchzieht.

Weitgehenden Einfluß übte die Vergrößerung der Augen ferner auf das Ethmoideum aus. Durch die Einklemmung der Nasenhöhle und damit des peripheren Geruchsorgans, fand zunächst eine auffällige Verschmälerung der Lamina cribrosa und damit Reduktion ihrer Löcher für den Durchtritt der Fila olfactoria bis auf ein einziges Loch statt. Die bis auf drei zurückgebildeten kleinen Ethmoturbinalia liegen ganz vorn in der Nasenhöhle, eine Lagerung, welche an Reptilien erinnert, die wir aber auf die Vergrößerung der Augen zurückführen dürfen. Hierin sieht E. Fischer auch die wahrscheinliche Ursache des Auftretens eines Septum interorbitale, das er im Primordialcranium nachwies und dessen embryonales Auftreten auch im Affenschädel bei diesem zur Sprache kommen wird.

Die Wirbelsäule setzt sich aus 7 Cervikal-, 13 Thorakal-, 6 Lumbal-, 3 Sakral- und 21—23, nach Flower bis 27, Kaudalwirbeln zusammen; von den Thorakalwirbeln ist der 11. der antiklinische. Ausnahmsweise kann die Anzahl der thorako-lumbalen Wirbel auf 20 steigen, während die gewöhnliche Zahl (13) der Rippen, darunter 7 sternale, zwischen 14—12 bzw. 9—7 schwanken kann.

Im Schultergürtel ist die Clavicula ein schwach S-förmiger, schlanker Stab; die dreieckige Scapula hat eine Spina, die parallel zum dorsalen Rande und diesem benachbart verläuft; Acromion und Proc. coracoideus sind gut ausgebildet. Der verhältnismäßig kurze, aber kräftige Humerus hat ein Foramen entepicondyloideum und eine Trochlea für den rotationsfähigen Radius. Beide Vorderarmknochen übertreffen die Länge des Humerus ungefähr um ein Viertel. Im Carpus ist ein freies Centrale vorhanden. Die primitiven Beziehungen desselben bei den Lemuroidea, insoweit ein freies Centrale carpi bei diesen überhaupt vorkommt, sind aber bei Tarsius dadurch geringfügig gestört, daß es eine mehr radiale Lage eingenommen hat. Demgemäß artikuliert es mit Radiale, Intermedium, Carpale I, II und III, aber nicht mehr mit Carpale IV + V (= Hamatum); noch weniger mit dem Ulnare (Triquetrum). Der schwache Pollex ist in beschränkter Weise spreizbar.

Das schmale, schlanke Becken hat eine kurze, durch die Pubes gebildete Symphyse; das sehr lange Femur einen Trochanter tertius. Einzig unter Primaten sind Fibula und Tibia in der unteren Hälfte verschmolzen. Hiermit artikuliert der lemuride Astragalus. Darauf folgt die merkwürdige Verlängerung des Tarsus durch Umbildung des Calcaneus und Scaphoid zu langen, röhrenförmigen Knochen, von denen der erstere, der längere, über die Hälfte der Länge des Unterschenkels erreicht (I, Fig. 112). Diese Umbildung wird, wenn auch in verschiedengradig abgeschwächtem Maße, ebenfalls bei Lemuroidea angetroffen. Sie ist ein Erwerb zu Förderung der hüpfenden Bewegung und steht unter Säugern einzig da. Verlängerung von Hand und Fuß wird ja sonst durch Verlängerung der Metacarpalia und Metatarsalia erzielt.

Die absonderliche Form des Gehirns, ausgezeichnet durch starke Verschmälerung des Stirnteils der furchenlosen Großhirnhemisphären, gegenüber der starken Entwicklung seiner Occipital- und Temporalgegend, geschah wohl unter dem Einfluß, welchen die vordere Partie der Schädelhöhle durch die monströse Ausbildung der Augen erfuhr, sowie durch die damit zusammenhängende Rückbildung des peripheren Geruchsorgans. Das Kleinhirn bleibt in Hauptsache unbedeckt. Für weitere Details sei auf die Monographie von Woollard verwiesen, der als charakteristisch für das Gehirn unter anderem hervorhebt: die starke Zunahme aller Teile, welche dem Sehvermögen dienen, die Rückbildung aller Teile der Riechfunktion mit Ausnahme des Hippocampus, den sehr einfachen Bau des Cerebellum, der stark dem der Marsupialia ähnelt.

Die enormen Augen kamen wiederholt zur Sprache. Unter ihrer Muskulatur wird der M. retractor bulbi nicht genannt. Hervorgehoben sei nur, daß, wie bei Lemuroidea, die Macula lutea und Fovea centralis retinae der Affen fehlt.

Vom Geruchsorgan wurde bereits die Reduktion seiner peripheren und zentralen Teile genannt. Tarsius ist ausgesprochen mikrosmatisch. Woollard gibt an, daß der Bau des Jacobsonschen Organs durchaus mit dem der Marsupialia übereinstimme. Durchaus abweichend von den Lemuroidea verhalten sich die Nasenlöcher, die nicht in einem Nasenspiegel liegen, sondern in der behaarten Oberlippe und in einer Ebene mit derselben, also mehr nach Art der meisten Affen. Bekannt sind die auffallend großen nackten Ohren von Tarsius, dadurch ausgezeichnet, daß die Muschel 4bogige Querleisten hat, von denen die unterste sich zu einem Läppchen erhebt. Dies erinnert an Zustände, wie sie ähnlich unter Chiroptera auftreten; mit vielen dieser hat Tarsius auch die Größe und Selbständigkeit des Tragus gemein.

Durch sein Gebiß nimmt Tarsius eine eigene Stellung unter den Primates ein. Seine Formel lautet nach Leche:

$$I\frac{2.\ 3}{2.\ -}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{2.\ 3.\ 4}{2.\ 3.\ 4}\ M\frac{1.2.3}{1.2.3}$$

Ein Vergleich mit dem der Lemuroidea stößt auf die Schwierigkeit der Homologisierung der Incisivi derselben. Nach Leche bietet aber das Milchgebiß von Tarsius eine solche Annäherung an die Lemuriden dar, daß eine gemeinsame Abstammung beider Gruppen wenigstens als höchst wahrscheinlich bezeichnet werden muß. Im fertigen Zustand unterscheidet es sich

aber von diesen darin, daß die oberen inneren I einander berühren, somit ein Intervall fehlt; ferner daß sie vergrößert sind, mit vertikaler, zugespitzter Krone. Die lateralen oberen I sind klein und etwas nach hinten und außen von ersteren gelagert. An sie schließen die caniniformen C an. Von den 3 Prämolaren ist der erste P^2 einfach, konisch; P^3 und P^4 zweispitzig durch größere Außen- und kleinere Innenspitze, der letztere eher molariform. M^{1-3} nehmen nach hinten in Ausmaß zu und sind trituberkulär. Der einzige untere I ist fast vertikal, der große, etwas gebogene vertikale, caniniforme C liegt mit seiner Spitze zwischen dem oberen medianen I und C. Im Milchgebiß erinnert die Lagerung des unteren I und C mehr an die der Lemuroidea. Die unteren M sind tuberculo-sectorial mit kleinem hohen Trigonid und niedrigem Talonid, das Paraconid ist typisch entwickelt; die konischen P nehmen nach hinten an Größe zu, so daß der letzte bicuspid ist.

Von der Mundhöhle ist die, trotz der geringen Ausdehnung des Gaumens, große Zahl 11 der Gaumenleisten zu erwähnen. Die Zunge ist dicht mit gezackten Papillae filiformes bekleidet, die in der vorderen Hälfte mehr oder weniger verhornt sind. Hier treten auch Papillae fungiformes auf, der Hauptsache nach in wenigen weiten Reihen angeordnet; die 3 Papillae vallatae stehen in einer Reihe am Grunde der Zunge; ein Foramen coecum fehlt ebenso wie ein Seitenorgan. Die Unterzunge ist in Hauptsache bereits in die Zunge aufgenommen, daher rudimentär, aber an der Unterseite verhornt mit einer Plica fimbriata.

Der Darmkanal zeichnet sich zunächst aus durch die geringe Länge des Dickdarms gegenüber dem Dünndarm (Jejuno-ileum), von dem er ungefähr ein Fünftel bis ein Sechstel ausmacht. Wichtiger ist, daß van Loghem Burmeisters Entdeckung bestätigen konnte, daß die Dreiteilung von Ileum, Coecum und Colon kopfwärts von der Flexura duodenojejunalis liegt und daß Tarsius ferner charakterisiert ist durch die gleiche Lage der Flexura coli. Primitiv ist ferner das Verhalten, daß das Colon von hier ab in ein nur wenige Millimeter langes transversales Colon übergeht. Der Enddarm biegt also ohne weitere Flexur in einer für Säuger durchaus ungewohnten Weise, die an die Verhältnisse der meisten Amphibien und Reptilien erinnert, zu einem linksseitig verlaufenden kurzen (I, Fig. 221), gerade zum After ziehenden Stück um, welches potentia das Colon descendens und das Rectum enthält. Mit der geringen Länge des postcökalen Darmes stimmt die des Coecum überein, das die Form eines gekrümmten Fingers hat. Der Magen hat eine stark gekrümmte Retortenform. Die Leber nähert sich noch am ehesten der Form, wie sie die Lorisinae zeigen.

Unter den Respirationsorganen fallen die Lungen auf durch ihre zahlreichen Lappen. Ihre Zahl steigt rechts auf 6, links auf 4 bis 5; der sogenannte sechste ist der Lobus azygos. Rechterseits hat der Bronchialbaum einen eparteriellen bronchialen Bronchus. Die Trachealringe sind dorsal offen.

W. Vrolik (1826) wies zuerst nach, daß die Arteriae iliacae internae kaudalwärts vom Musculus psoas minor in zwei Hälften sich teilen, von denen jede in ein Wundernetz übergeht, an dem auch die Venen sich beteiligen. Diese diffusen Wundernetze begeben sich auf den Schenkel. Auch die Art. caudalis löst sich in ein diffuses Wundernetz auf. Bekanntlich sind auch die Lemuroidea durch ähnliche Retia mirabilia charakterisiert (S. 732).

Wie bei Lemuroidea ist der Descensus testiculorum ein bleibender: er verlagert die Hoden postpenial in ein umfangreiches behaartes Scrotum, in dessen Vorderrand der vorspringende Penis aufgenommen ist. Dessen behaarte Haut bildet ein langes Praeputium entsprechend der sehr langen Glans, deren vorderster Teil ringförmig abgesetzt ist und zwischen zwei vorspringenden Lippen die Urogenitalöffnung umfaßt. Ein Corpus cavernosum glandis, sowie die gewöhnlichen Schwellkörper kommen zu guter Ausbildung. Ein Os penis fehlt.

Abweichend von den Lemuroidea, aber ganz nach Art der Affen vereinigt sich jederseits der Ductus glandulae vesicularis mit dem Vas deferens zu einem Ductus ejaculatorius, der auf dem Colliculus seminalis ausmündet. Cowpersche Drüsen und Prostata sind vorhanden; letztere bildet einen einfachen Körper. Die Clitoris, ohne Clitorisknochen, ist ein kleiner Körper in eigener Scheide, sie wird aber nicht von der Urethra durchbohrt; diese öffnet sich vielmehr kurz vor dem Introitus vaginae in die Vagina.

In Übereinstimmung mit den Lemuroidea, aber abweichend von den übrigen Primaten, ist der Uterus ein Uterus bicornis. Um so wichtiger ist es daher, daß Hubrecht als erster für Tarsius einen von dem diffusen, megallantoiden Placentatypus der Lemuroidea durchaus abweichenden Typus nachwies. Bei ihm heftet sich die junge Eiblase durch Proliferation des Trophoblastes an die Uteruswand. Die Allantois, ohne vesikulär gewesen zu sein, verändert sich in einen Haft- oder Bauchstiel, wie er nur von Affen und vom Menschen bekannt ist. Daraus resultiert eine hämochoriale, discoidale, deciduate Placenta, in der das mütterliche Blut in lakunären Räumen strömt. Nach Hill (1919) ist daher Tarsius in seiner Placentation auf dem Wege, der zu den Anthropoidea führt, ohne daß es ihm gelang, deren Stufe zu erreichen. Er blieb in dieser Hinsicht, wie in so mancher anderen, eben ein wahrer „Halbaffe", in der Mitte liegend zwischen den Lemuroiden und den Affen, aber den letzteren sich mehr nähernd. — Nur ein Junges wird geboren.

Diagnose.

Baumbewohnende Nachttiere mit hüpfender Bewegung, stark abgerundetem Kopf mit kurzer Schnauze, enorm großen Augen in nach vorn sich öffnenden Augenhöhlen und langem, endständig stärker behaartem Schwanz. Zwei inguinale und zwei pektorale Zitzen. Hand und Fuß mit scheibenförmig verbreiterten Zehenballen der Endphalangen und mit Plattnägeln, nur die 2. und 3. Zehe mit Krallennägeln. Dritter Finger von Hand und 4. Zehe von Fuß die längsten. Pollex und Hallux spreizbar. Gebiß $I\frac{2.3}{2.-}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2.3.4}{2.3.4}$ $M\frac{1.2.3}{1.2.3}$. Untere I fast vertikal, untere C caniniform; obere I angeschlossen, ohne Intervall; I^1 sehr groß; hintere P zweispitzig. Obere M trituberkulär, untere tuberculo-sectorial. Orbita unter Beihilfe des Alisphenoid bis auf Fissura orbitalis von der Temporalgrube getrennt. Tympanicum bildet äußeren Gehörgang und beteiligt sich an Bildung der ausgedehnten zweiteiligen Bulla auditiva. In deren Mitte tritt die Carotis interna ein, durchzieht dieselbe im Carotiskanal, welcher durch Petrotympanicum in die Schädelhöhle tritt. Gehirn furchenlos, Cerebellum unbedeckt. Mikrosmatisch, nur drei ganz nach vorn verlagerte Ethmoturbinalia. Nasen-

löcher in behaarter Oberlippe. Foramen entepicondyloideum; Trochanter tertius; Tibia und Fibula distal verschmolzen. Im Tarsus ist Calcaneus und Naviculare stabförmig verlängert. Das stark verkürzte Colon mit nur einer Flexur; Coecum eine gekrümmte Röhre. Trachealringe dorsal offen. Os penis und clitoridis fehlen. Ductus glandulae vesicularis vereinigt sich mit Vas deferens zum Ductus ejaculatorius. Placenta discoidal, deciduat.

Taxonomie.

Das auf die ostindischen Inseln beschränkte Genus *Tarsius* Storr. erreicht kaum die Größe einer Ratte. Der gerundete, großäugige Kopf hat große, nackte Ohren. Sie leben zu Paaren in Waldungen, wo sie bei Nacht auf Bäumen springend sich bewegen, unterstützt durch die scheibenartig verbreiterten Enden der Finger und Zehen und durch den verlängerten Fuß. Sie nähren sich von Insecten, Reptilien u. dgl. *T. tarsius* Erxl. (T. spectrum Geoffr.). Sumatra, Borneo, Java, Banka und Biliton. Durch längere Haare am Schwanz, die in der Dreizahl hinter Schuppen stehen, unterscheidet sich *T. fuscus* Fisch. von Savu, Celebes, Saleyer, Sangir und den Philippinen. Diese insuläre Verbreitung gab Anlaß zu den überflüssigen Namen *T. sangirensis* und *philippinensis* A. B. Meyer.

Vorgeschichte der Tarsioidea.

(Von Prof. **O. Abel**.)

In der Gegenwart ist nur mehr Tarsius, der „Koboldmaki" oder der „Gespenstaffe", am Leben, dessen Verbreitung sich über die indomalayische Faunenregion erstreckt. Nach wiederholten Versuchen, Tarsius entweder der Gruppe der Lemuroidea oder der der Anthropoidea einzureihen, hat man sich dazu entschlossen, der Eigenart dieses Primaten darin Rechnung zu tragen, daß derselbe als der Vertreter einer selbständigen Abteilung der Primaten, der „Tarsioidea", betrachtet wird (S. 714).

Wir kennen heute eine große Anzahl verschiedener Gattungen fossiler Tarsioidea aus dem Alttertiär Europas und Nord-Amerikas, die beweisen, daß diese Primatengruppe in früherer Zeit eine weit größere Bedeutung und Verbreitung als heute besessen haben muß und daß Tarsius nur den letzten Überlebenden einer einstmals ziemlich formen- und artenreichen Gruppe darstellt.

Als E. D. Cope (1882) den Schädel von +„Anaptomorphus" (jetzt: +Tetonius) homunculus Cope bekannt gemacht hatte, der in den untereocänen Wasatch Beds des Bighorn Basin in Wyoming gefunden worden war, wurde es deutlich, daß es sich in dieser Gattung nur um den Vertreter einer dem lebenden Koboldmaki sehr nahestehenden Gattung handeln könne. Die Größe der Schädelkapsel, die sich nach hinten über das Foramen magnum hin ausdehnte, die Größe des Hirnhöhlenraumes, die auffallende Größe der Augenhöhlen, die nach vorne gerichtet waren und daher zweifellos ein stereoskopisches Sehen ermöglichten (Anpassung an die nächtliche Lebensweise), die starke Reduktion des Gesichtsabschnittes und die damit in Verbindung stehende Verkürzung der Schnauze, das Umfassen der Bulla von außen her durch den Processus pterygoideus des Alisphenoids, der Mangel einer Sagittalcrista (Folge der Reduktion des Gesichtsabschnittes und der damit zusammenhängenden Reduktion der Schläfen-

muskulatur), die extraorbitale Lage des Foramen lacrymale und schließlich die Ähnlichkeit der M und P sprachen mit Entschiedenheit für eine weitgehende Übereinstimmung der alttertiären Primatengattung +Anaptomorphus = +Tetonius mit der lebenden Gattung Tarsius.

Spätere Funde, die nicht nur weitere Reste von Schädeln und Kieferresten verschiedener Arten und Gattungen, sondern auch dazugehörige Gliedmaßenreste umfaßten, ließen es immer klarer werden, daß im Alttertiär die Tarsioidea sowohl in Nord-Amerika als auch in Europa eine sehr wichtige Rolle unter den Primaten spielten. Aus der letzten Zeit liegen eingehende Untersuchungen über diese Gruppe von H. G. Stehlin (1916), W. D. Matthew (1915) und W. K. Gregory (1920) vor. Eine kritische Übersicht hat G. J. Ossenkopp (1925) gegeben.

Eine Gruppierung in verschiedene Familien läßt sich einstweilen, bei den immerhin noch recht ungenügenden Fossilresten, die sich hauptsächlich auf Kieferfragmente und Zähne erstrecken, noch nicht mit Sicherheit begründen. Es dürfte sich daher empfehlen, vorläufig nur die nordamerikanischen Formen einerseits und die europäischen Formen andererseits gesondert zu halten, ohne mit dieser Trennung aussagen zu wollen, daß die Formen dieser beiden Faunengebiete scharf voneinander getrennt zu halten wären.

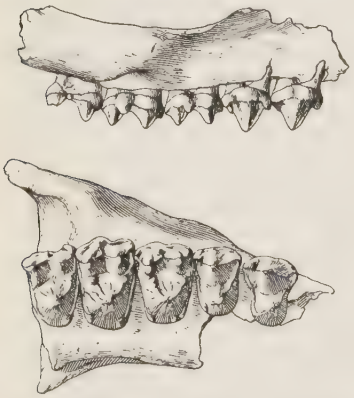


Fig. 531. Shoshonius Cooperi. Rechte Maxilla von unten und von der Seite. 3×. Nach Granger. Aus dem Untereocän von Wyoming.

Nach den Untersuchungen von W. D. Matthew lassen sich die untereocänen Gattungen der nordamerikanischen Tarsioidea in vier Gruppen einteilen. Dies sind folgende:

I. +*Omomys* Leidy und +*Hemiacodon* Marsh. — Kennzeichen: schlanker Kiefer, schwach vorgeneigte Vorderzähne (zwei I, ein C oben und unten), I_1 und C ein wenig vergrößert, untere P ziemlich locker stehend, P4 an seiner Basis dreieckig, untere M mit kleinem Trigonid, median stehendem Metaconid, letzter M nicht reduziert.

II. +*Washakius* Leidy und +*Shoshonius* Granger. — Kiefer kurz, mäßig hoch, Vorderzähne fast vertikal gestellt, beide I klein, C von mäßiger Größe, untere P etwas gedrängt stehend, P4 mit viereckiger Basis, untere M mit einem accessorischen Höcker (Metastylid) an der hinteren Außenecke des Trigonids, Paraconid in M2 und M3 des Unterkiefers median stehend, letzter M nicht reduziert.

III. +*Uintanius* Matth. et Granger. — Unterkiefer kurz und hoch, Vorderzähne nicht genau bekannt, aber scheinbar klein und mehr weniger vertikal stehend, P gedrängt, P3 und P4 dolchartig, vergrößert, M mit niederen Kronen, Paraconid median gestellt, letzter M nicht reduziert.

IV. +*Tetonius* Matth. et Granger und +*Absarokius* Matth. et Granger. — Kiefer kurz und hoch, ein oder zwei Vorderzähne in jeder Kieferhälfte vergrößert, mehr weniger vertikal; P gedrängt stehend, P3 und P4 groß, angeschwollen; M auffallend kurz und breit, Paraconid nach innen ver-

schoben und mit dem Metaconid verwachsen, letzter M stark reduziert. Die vergrößerten P sind nicht dolchartig, sondern angeschwollen und stumpfhöckerig.

+*Euryacodon* (Marsh, 1872), aus den Bridger Beds von Wyoming, gehört keiner dieser vier Gruppen an und wird wahrscheinlich, wenn er besser bekannt sein wird (einstweilen sind nur ungenügende Reste aufgefunden worden), eine fünfte Gruppe bilden. Die Vorderzähne von +Euryacodon lepidus Marsh sind noch nicht bekannt.

Ebenso scheint es, als ob die im Paleocän der Fort Union Beds gefundenen und von J. W. Gidley (1923) beschriebenen Gattungen eine weitere, das ist sechste Gruppe der nordamerikanischen Tarsioidea bilden würden.

Versuchen wir es, engere Anschlüsse der nordamerikanischen Gattungen an die aus dem europäischen Alttertiär bekannt gewordenen Gattungen aufzufinden, so stoßen wir, abgesehen von den verhältnismäßig

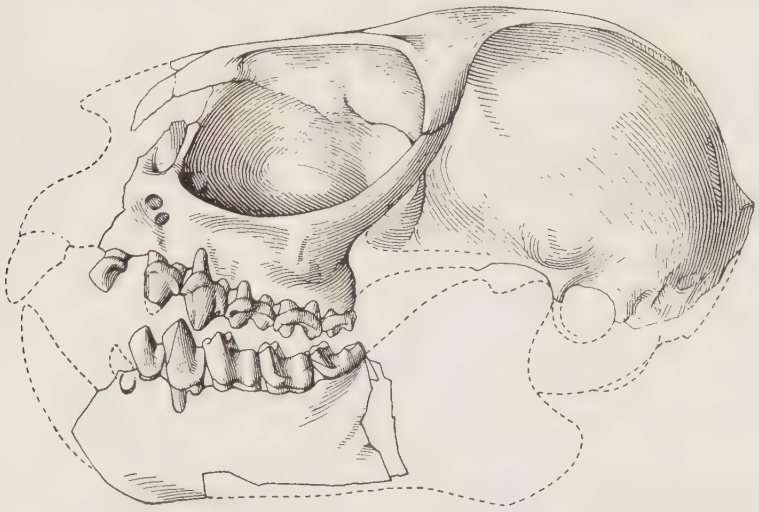


Fig. 532. Tetonius homunculus. 3 ×. Nach Matthew. Aus dem Untereocän von Wyoming.

engeren Beziehungen zwischen +Omomys und +*Anchomomys* Stehlin (Mitteleocän und Obereocän Mitteleuropas) auf Schwierigkeiten. Matthew betont nachdrücklich die Verschiedenheiten von +*Necrolemur* Filh. (Mitteleocän und Obereocän Frankreichs, der Schweiz und der süddeutschen Bohnerze) von den nordamerikanischen Gattungen: bei +Necrolemur fehlt in M2 und M3 des Unterkiefers das Paraconid, die oberen Molaren sind quadrituberkulär. Der Schädelbau ist verschieden von Tarsius. Als weitere Verschiedenheiten sind noch hervorzuheben: die Aufblähung des Mastoids und die im allgemeinen abweichende Bildung der Bulla, die noch am ehesten mit der von +Tetonius Ähnlichkeiten aufweist.

W. K. Gregory (1920) hat in einer zusammenfassenden Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den altweltlichen und neuweltlichen fossilen Tarsioidea darauf hingewiesen, daß die Divergenz zwischen beiden Gruppen trotz aller Ähnlichkeiten doch so groß ist, daß

wir zu dem Schlusse gezwungen sind, daß zwar beide Gruppen von einem gemeinsamen Grundstock entsprungen, aber bald darauf ihre eigenen Wege gegangen sind. Vielleicht am auffallendsten und merkwürdigsten sind gewisse Beziehungen, die +Necrolemur und +*Microchoerus* Wood, von denen noch die Rede sein wird, zu den echten Affen aufzuweisen scheinen. Diese Merkmale bestehen im folgenden: bei der Gruppe +Necrolemur und +Microchoerus sind die oberen M ausgesprochen quadratisch, mit fast gleich großer vorderer und hinterer Hälfte, in den unteren M ist das Hypoconulid wie bei den Affen ausgebildet, das Paraconid unterliegt dagegen der Reduktion bis zum völligen Verschwinden und die Täler und Gruben im Trigonid verschwinden; ferner ist eine bemerkenswerte „Tendenz" zu beobachten, die oberen P3 und P4 sowie die unteren Antagonisten bicuspid zu gestalten. Dazu kommt die beginnende Ausbildung einer knöchernen Wand als hinterer Abschluß der Orbita, die laterale Verbreiterung der Hirnhöhlenbasis, die Ausbildung eines röhrenförmigen Meatus auditorius externus und die Umgestaltung des Processus angularis mandibulae, der vergrößert und abgerundet erscheint. Dies alles würde fast den Gedanken an engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den genannten Gattungen der altweltlichen Tarsioidea und den Anthropoidea aufkommen lassen, engere Beziehungen jedenfalls, als sie zwischen den bis jetzt bekannten amerikanischen Vertretern der Tarsioidea und den höheren Primaten bestehen, aber trotzdem scheint es, daß diese Beziehungen nur so zu deuten sind, daß beide Gruppen zwar enge verwandt, aber nicht in direkter Linie genetisch verbunden sind, so daß wir für die altweltlichen Tarsier und die Anthropoidea einen gemeinsamen Ausgangspunkt anzunehmen haben werden, von dem aus schon im frühen Alttertiär eine Spaltung nach zwei Richtungen erfolgte. So würden sich nach der Auffassung von Gregory, die den verwandtschaftlichen Beziehungen der Primaten am nächsten auf die Spur gekommen ist, Tarsioidea aus der Verwandtschaft von +Necrolemur und +Microchoerus als die nächsten Verwandten der echten Affen oder Anthropoidea darstellen und diese mit dem Ausgangsstamm der Insectivoren verbinden, aber die oben erwähnten Ähnlichkeiten stellen sich trotzdem zum Teil nur als parallele Anpassungen an die gleiche Lebensweise dar, wie dies ja in nahe verwandten, von einem Ausgangsstamm entsprungenen Stämmen so häufig beobachtet werden kann.

Bleiben wir zunächst bei der Besprechung der altweltlichen Tarsioidea, so haben wir folgende Gattungen zu unterscheiden:

+*Pseudoloris* Stehlin. — Bartonien (Obereocän) Frankreichs [Stehlin 1916]. Die primitivste Tarsioideengattung der Alten Welt. Obere M mit trituberkulären Kronen, in denen Proto- und Metaconulus gut ausgebildet sind, während der aus dem hinteren Cingulum hervorgehende Hypocon noch einen orimentären Charakter trägt und auch das Protostyl orimentär erscheint. Mit dem Gebißtypus der lebenden Loris und Galagos ist eine entfernte Ähnlichkeit nicht zu verkennen. Ebenso bestehen nach sorgfältigem Vergleichen, Übereinstimmungen mit den nordamerikanischen Gattungen +Tetonius und +Omomys.

+*Anchomomys* Stehlin. — Zwei Arten (+A. Gaillardi Stehlin, 1916 und +A. pygmaeus Rütimeyer, 1890) im Mitteleocän (Lutetien) Frankreichs und der Schweiz, eine Art (+A. Quercyi Stehlin, 1916) im Obereocän Frankreichs (Ludien oder Bartonien). Unterscheidet sich von +Pseudoloris hauptsächlich durch die Reduktion oder das Fehlen

des Metaconulus. Die Orbita von +Anch. Quercyi ist auffallend groß. Zahnformel von +Anch. Gaillardi: 2. 1. 3. 3 (Unterkiefer).

+*Periconodon* Stehlin. — Mitteleocän (Lutetien) der Schweiz. Stehlin (1916) hat auf Ähnlichkeiten der oberen Molaren dieser Art mit denen der südamerikanischen Platyrrhinen Cebus und Chrysothrix aufmerksam gemacht. Als eine Ahnenform der Platyrrhinen kann +Periconodon aber keinesfalls betrachtet werden, da ja die Einwanderung der Platyrrhinen nach Süd-Amerika schon im Untereocän erfolgt sein muß.

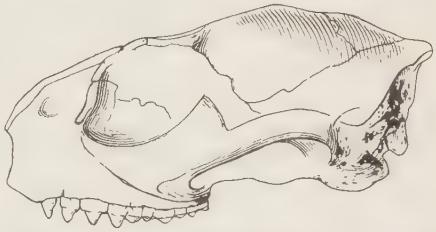


Fig. 533. Pronycticebus Gaudryi. $^3/_4$ nat. Gr. Nach Grandidier. Aus dem Mitteleocän von Frankreich.

+*Pronycticebus* Grandidier. — Wahrscheinlich Obereocän (Bartonien). Eine Art: +P. Gaudryi Grandidier (1905) in Frankreich gefunden. Grandidier hatte zuerst Beziehungen zu den modernen Loris zu finden vermeint, aber Stehlin hat betont, daß engere Beziehungen zu +Anchomomys bestehen. Bemerkenswert ist das Vorhandensein von P1—P4 im Ober- und Unterkiefer. P4 zweispitzig, von M1 sehr verschieden geformt. Schädel primitiver als bei irgendeinem anderen

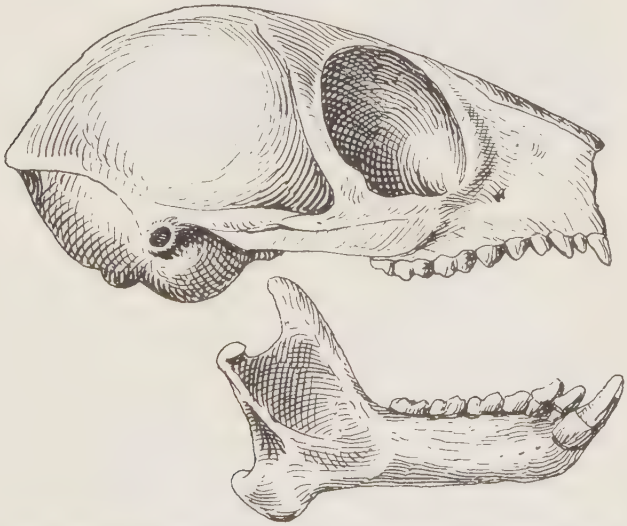


Fig. 534. Necrolemur antiquus Filh. aus den obereocänen Phosphoriten des Quercy, Frankreich; in $^2/_1$ nat. Gr. Nach H. G. Stehlin.

bisher bekannten Tarsioiden, sogar noch primitiver als von +Notharctus, da die Hirnhöhle, die Orbitae und die Bullae kleiner sind.

+*Nannopithex* Stehlin. — Lutetien (Mitteleocän) von Egerkingen, Schweiz. +N. pollicaris Stehlin (1916) ist die einzige hierher gehörende Art. Obwohl nur ein Kieferfragment mit den drei oberen M vorliegt, ist

dieses doch sehr wichtig, da die Molaren in ihrem Bau die größte Ähnlichkeit mit dem nordamerikanischen +Hemiacodon aufweisen und andererseits den M von +Necrolemur Zitteli Schloss. sehr ähnlich sind, so daß durch dieses Fundstück manche Lücken geschlossen scheinen.

+*Necrolemur* Filhol. — Die Hauptmasse des bisher in die Sammlungen gelangten Materials an Resten dieser Artengruppe stammt aus den Phosphoriten des Quercy (Frankreich) und ist dem Alter nach als obereocän einzuschätzen. Von +Necrolemur antiquus Filhol (1873) sind mehrere gut erhaltene Schädel bekannt, von einer zweiten Art (+N. Zitteli Schlosser, 1887) nur ein Kieferbruchstück. Der Schädel ist nach einem hochspezialisierten Tarsioidentypus gebaut, mit exzessiver Vergrößerung der Bullae und einer zu einem dünnen Knochenblatt reduzierten orbito-nasalen Scheidewand. Die Lacrymalregion ist typisch tarsioid. Andererseits stellt die Aufblasung der Mastoidalregion eine auffallende Übereinstimmung mit jener bei Galago dar, erreicht aber nicht die Ausdehnung wie bei Tarsius. Die Symphyse ist unverknöchert, der Processus angularis des Unterkiefers stark entwickelt. Zahnformel: $\frac{2.1.3.3}{0.1.4.3}$ [Stehlin 1916]. An diese Gattung schließt sich enge an

+*Microchoerus* Wood. — +M. erinaceus Wood (1844) aus dem Obereocän von Hordwell (Hampshire) stellt nach Stehlin ein phylogenetisches

Fig. 535. Microchoerus ornatus Stehl. Rechter Unterkiefer mit M_{1-3} und P_{2-4}. Die kleine Figur in nat. Gr. Nach Stehlin.

Endstadium des +Necrolemurstammes dar, denn bei dieser Art wie bei +M. ornatus Stehlin (1916) zeigen die oberen M eine bemerkenswerte Vermehrung der Sekundärhöcker, deren Zahl in der Krone des M2 von +Microchoerus ornatus Stehl. nicht weniger als elf beträgt. Die Backenzähne stehen dicht gedrängt. Die „pseudo-multituberkuläre" Spezialisation der Backenzahnkronen stellt nach Gregory das Endglied der phylogenetischen Entwicklung dieser Reihe vor ihrem Aussterben dar.

Die nordamerikanischen Gattungen sind folgende:

+*Omomys* Leidy. — Untereocän und Mitteleocän von Wyoming. Unterkiefer mit der Zahnformel 2. 1. 3. 3, also dieselbe wie bei den südamerikanischen Platyrrhinen. Zahlreiche Arten unterschieden.

+*Hemiacodon* Marsh. — Mitteleocän (Bridger Beds) von Wyoming. Mehrere Arten.

+*Washakius* Leidy. — Mitteleocän (Bridger Beds) von Wyoming. Zahnformel: $\frac{2.1.3.3}{2.1.3.3}$. Posterolingual von den Metaconiden der Unterkiefermolaren sind accessorische Metastylide ausgebildet. Schmelz stark gefältelt.

+*Uintanius* Matth. et Granger. —Mitteleocän (Bridger Beds) von Wyoming.

+*Tetonius* Matth. et Granger. — Untereocän des Bighorn Basin, Wyoming (Wasatch Beds). Der gut erhaltene, früher meist unter dem Namen +„Anaptomorphus" homunculus Cope (1882) beschriebene Schädel ist in hohem Grade dem von Tarsius ähnlich. P auf 2 oben und 2 bis 3 unten jederseits reduziert. M_3 rudimentär. Prämaxillare nicht bekannt, aber vergrößerter I in denselben, nach Analogie von Tarsius, wahrscheinlich.

+*Anaptomorphus* Cope. — Mitteleocän (Bridger Beds), Wyoming +A. aemulus Cope (1872). Zahnformel wie bei den altweltlichen Primaten: 2. 1. 2. 3 (Unterkiefer). Der untere P4 ist hier vergrößert, aber bei weitem nicht so hoch spezialisiert wie bei +*Uintanius* und dem paleocänen +*Absarokius* [Matthew 1915].

Diesen Formen sind auch noch die Genera anzuschließen, die J. W. Gidley (1923) aus dem Paleocän Nord-Amerikas beschrieben hat (+*Elphidotarsius*, +*Paromomys*, +*Palaechthon*), die sich als etwas primitivere Formen darstellen.

Im ganzen können wir G. J. Ossenkopp beipflichten, wenn er unsere derzeitigen Anschauungen über die phylogenetische Stellung der fossilen Tarsioidea im folgenden zusammenfaßt.

„Bemerkenswert ist es jedenfalls, daß die tertiären Tarsioiden zur Zeit, wo sie in unseren Gesichtskreis treten, bereits eine solche Mannigfaltigkeit von Formen und Verschiedenheiten der Differenzierungshöhe zeigen: +Tetonius aus dem unteren Eocän ist bereits wesentlich differenzierter als der recente Tarsius. Wir finden sie bald darauf auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung angelangt: im oberen Eocän erscheint +Microchoerus ornatus als das Terminalstadium des +Necrolemuridenstammes; und kürzlich ist in +Pseudoloris eine Art näher bekannt geworden, die — wie wir mit ziemlich hoher Wahrscheinlichkeit sagen können — in nächster Nähe des unmittelbaren Stammbaumes unseres recenten Tarsius gestanden haben muß, da zu dessen Entstehung es nur folgender [Theilhard de Chardin] Modifikationen bedurfte: Größenzunahme, Verschwinden der I_3 (?) und P1, laterale Kompression der M, Reduktion der Fossae palatinae, Rückbildung des Processus angularis mandibulae. Bedenken wir, daß, wie schon Cope zeigte, das Gehirn des eocänen +Tetonius ebenso groß war wie das des recenten Tarsius, sowie daß die paleocänen Formen sich nur in mäßigem Grade primitiver erweisen als ihre Nachfahren im unteren Eocän [Gidley 1923], so nötigt uns alles zu dem Schlusse, daß wir in den Tarsiern einen uralten Zweig des Primatenstammes sehen müssen, der im Eocän bereits den Höhepunkt seiner Entwicklung erreichte und im oberen Eocän erlosch bis auf den letzten, an abgelegener Stelle geschützten überlebenden Vertreter, Tarsius, so daß wir seinen divergierenden Ursprung von der Entwicklungsrichtung anderer Primatenstämme (etwa der Lemuroidea) sehr früh, jedenfalls weit unter die untere Grenze des Tertiärs ansetzen müssen [Stehlin, Theilhard de Chardin]. Als das Ausschlaggebende in seiner Entwicklung erscheint neben der Bewahrung einer generalisierten Struktur vieler Organsysteme eine exzessive Steigerung des Gesichtsorganes nebst der entsprechenden visuellen Cortexregion. Verbunden mit der starken Verkürzung des Schnauzenanteiles am Gesichtsschädel, ermöglichte dies zum erstenmal das stereoskopische Sehen [Elliot Smith]. Doch kam

es hierbei nicht zur korrespondierenden Entwicklung der Assoziationsgebiete, wie bei den Anthropoidea. Hierzu kommt die für Säugetiere ganz einzigartige Spezialisierung der Hinterextremität. Diese einseitige Differenzierung, welche sich anscheinend fast allgemein mit der Tendenz zur Entwicklung prokliver Vorderzähne und übertriebener Komplizierung des Kronenmusters verband (+ Microchoerus), scheint den Entwicklungsgang der Tarsier plötzlich zum Stillstand gebracht zu haben."

III. Unterordnung: Anthropoidea.

(Simiae Haeckel, Ceboidei Winge.)

An die Spitze der Tierreihe stellen wir die Affen der Neuen und der Alten Welt, sowie den Menschen. Und wenn letzterer auch durch psychische Eigenschaften durch eine tiefe Kluft von den Tieren, auch von den höchstentwickelten Affen, getrennt ist, so muß er doch seinem Körperbau nach diesen zugeteilt werden.

Der Art der Sache nach legen wir hier den Schwerpunkt auf den Bau der Affen, und werden uns nur hier und da Ausblicke auf den Menschen gestatten, dessen Körperbau das Objekt der Anthropotomie ist.

Zahlreiche Merkmale haben die Affen mit den Lemuroidea und Tarsioidea gemein, andere sind ihnen eigen, meist aber so, daß sie nicht gleichmäßig über alle Gruppen verteilt sind. Steigt man von den niedrigsten südamerikanischen Affen bis zu den Anthropomorphen empor, so ist in manchen Organen ein stufenweiser Fortschritt zu erkennen. Derselbe ist aber nicht derart, daß er uns berechtigte, eine geradlinige Entwicklung der höheren Formen aus den niederen anzunehmen. Auch hier handelt es sich vielmehr um verschiedene Zweige, die vom Hauptstamm in verschiedener Höhe abgingen und dementsprechend auf verschiedener Stufe der Primitivität stehen blieben oder in ihrer Weise sich einseitig weiterentwickelten.

Zweifelsohne war die ursprüngliche Körperform klein, mit Extremitäten, von denen die hinteren die längsten sind, wie beides bei den Hapalidae noch der Fall ist. Bereits bei den altweltlichen Cynomorpha nimmt die Körpergröße und die Armlänge derart zu, daß letztere der Beinlänge wenigstens gleichkommt. In noch erheblicherem Maße ist dies bei den Hylobatidae und den großen Anthropomorphen der Fall, deren Armlänge die Beinlänge um ein bedeutendes übertrifft. Beide Spezialisationen gehen ziemlich parallel nebeneinander her. Damit verbindet sich, daß bei den Cynomorpha die Hände stets kürzer sind als die Füße, während sie bei den Anthropomorpha gleich oder fast gleich lang sind. Regellos ist die Länge des Schwanzes. Unter den amerikanischen Affen ist er meist von Körperlänge, nur bei Cacajao (Brachyurus) sinkt er auf die halbe. Diese Verkürzung beruht aber nicht so sehr auf Abnahme der Zahl der Kaudalwirbel, die immerhin noch 15—20 bleibt, als vielmehr auf Verkürzung der einzelnen Wirbel. Einzig unter Affen, kann er bei den amerikanischen in der Familie der Cebidae, die übrigens der Mehrzahl nach einen buschig behaarten, nicht prehensilen Schwanz haben, zu einem Wickelschwanz werden, der durch starke Ausbildung der Flexoren, um einen Zweig gerollt, als Kletterorgan funktioniert und mit seiner Spitze hakig gebogen oder aufgerollt getragen wird. Bereits bei Cebus capucinus erhält er an der Ventralseite des Schwanzendes eine nackte, mit feinem Tastgefühl begabte Stelle. Solch echten Greifschwanz besitzen in höchster Ausbildung Ateles und Alouatta.

Der Kopf ist bald rundlich, bald in seinem Gesichtsteil nach Art einer Hundeschnauze verlängert.

Sämtliche Affen sind gute Kletterer und meist Baumbewohner, seltener zwischen Felsen sich aufhaltend. Dem entspricht der Bau ihrer Extremitäten mit zur Pronation und Supination fähigen Vorderarmen, 5 Fingern in der Hand, von denen der dritte, darauf der vierte der längste ist, der Daumen aber opponiert werden kann. Letzteres ist aber keine durchgreifende Regel. Zunächst ist er unter Neuwelt-Affen kurz und nicht opponierbar bei Hapalidae, bei Cebidae höchstens beschränkt opponierbar, meist nur in verschiedenem Grade abduktionsfähig, während er bei Ateles rudimentär ist oder ganz fehlt und stets nagellos ist. Bei den Altwelt-Affen ist er opponierbar, weit entfernt vom 2. Finger und meist klein; rudimentär wird er bei Pithecus (Semnopithecus) und fehlt bei Colobus. Im ganzen verhält sich der Fuß ähnlich: der Hallux ist aber stets opponierbar, mit Plattnagel ausgerüstet, meist gut ausgebildet; das Maß seiner Spreizbarkeit und damit sein Greifvermögen nimmt zu mit der Weite der Hautverbindung mit dem übrigen Fuß. Die Zehen haben häufig Spannhäute, die Syndaktylie verursachen können.

Beim Gehen auf dem Boden treten sie mit allen Vieren auf der vollen Sohlenfläche auf, die darauf folgende weitere Bewegung ist aber die der Digitigradie. Inwieweit die Anthropomorphen von dieser rein quadrupedalen Lokomotion abweichen, soll bei diesen behandelt werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß ihre Lokomotion in den Bäumen vorwiegend durch die langen Arme geschieht, auf dem Boden aber die Haltung eine halbaufgerichtete ist, während die Hände mit der Rückseite der eingefalteten Finger den Körper stützen. Die Fähigkeit, ohne Stütze aufgerichtet auf den Hinterextremitäten zu gehen, kommt nicht ohne besonderen Anlaß und auch dann nur ganz vorübergehend zur Anwendung; weit fertiger sind darin z. B. das Genus Ateles und namentlich die Hylobatiden.

Die Sohlenfläche von Hand und Fuß ist stets nackt. Entsprechend der Ausbildung der Sohlen-, Finger- und Zehenballen und des Tastsinnes in diesen treten Tastlinien, wie in der Hand des Menschen, deutlich zutage. Desgleichen auf der nackten Stelle des Greifschwanzes, wie ihn die amerikanischen Mycetini besitzen.

Die für Primaten charakteristische Hornbekleidung der Nagelphalangen ist die eines Plattnagels (Ungula). Bei Längenzunahme und Prominenz über die Fingerbeere hat sie aber Neigung, die Form eines Kuppennagels (Tegula) anzunehmen: eines Nagels also mit ausgesprochener Konvexität von links nach rechts. Kommt hierzu starke Konvexität von hinten nach vorn und springt seine Spitze stark vor über das Fingerende, so bekommt er einen krallenartigen Habitus. Allgemein werden denn auch den Hapalidae, „den Krallenaffen", mit Ausnahme des Plattnagels am Hallux, Krallen zugeschrieben, die dann z. B. mit denen des Eichhorns verglichen werden. Dies ist unrichtig. Es sind keine echten Krallen (Falculae), die einer lateral komprimierten Nagelphalanx aufsitzen und dieselbe basal umgreifen. Die Nagelphalanx aller Affen, auch die der Hapalidae, ist dorso-ventral abgeplattet, höchstens im Querschnitt rundlich oder oval. Die sogenannte Kralle derselben ist im Gegensatz zur wahren Kralle tief rinnenförmig ausgehöhlt; sie ist eben das Produkt eines sekundär seitlich zusammengedrückten Plattnagels, kurzum ein zugespitzter Kuppennagel in höchster Potenz (Fig. 536, 537).

Das Haarkleid setzt sich nach de Meijere meist aus einfachen Gruppen von 3, 4 oder 5 gleichartigen Haaren zusammen. Deutliche Dreihaargruppen in alternierender Anordnung (vgl. I, S. 13) besitzt z. B. Midas auf dem Rücken und dem Schwanze. Sie erhalten sich noch hier und da bis zu den Anthropomorphen und dem Menschen hinauf, wo sie noch auf dem Rücken, auf den Extremitäten, z. B. des Fötus, auftreten können; vereinzelt auch auf dem Handrücken des Menschen. Über ihre Anordnung in alternierenden Dreier- und Fünfergruppen bei einem viermonatigen menschlichen Fötus in ursächlichem Zusammenhang mit einem ehemaligen Kleid von dachziegelförmig gelagerten Schuppen gab Stöhr (1907) nebenstehendes Rekonstruktionsbild; seiner Schrift ist weiteres hierüber zu entnehmen. Gewöhnlich sind die Konstituenten einer Haargruppe zahlreicher, behalten aber die Anordnung in alternierenden

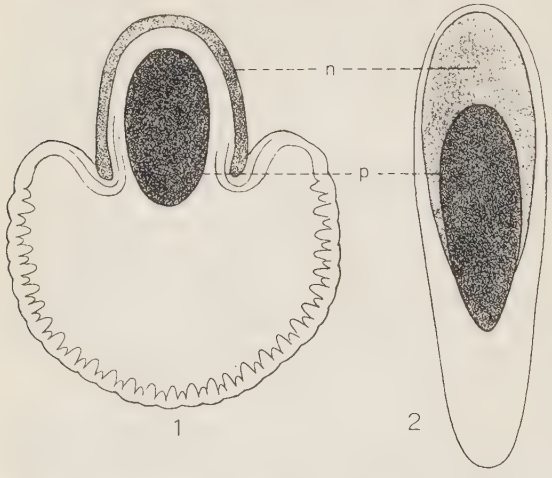


Fig. 536. Schematisch gehaltener Querschnitt: 1 durch den Kuppennagel von Saimiris in der Nähe seiner Basis, 2 durch die Wurzel der Kralle vom Eichhörnchen. *n* Nagelsubstanz; *p* Nagelphalange. Die Weichteile sind weiß gelassen. Vergrößert.

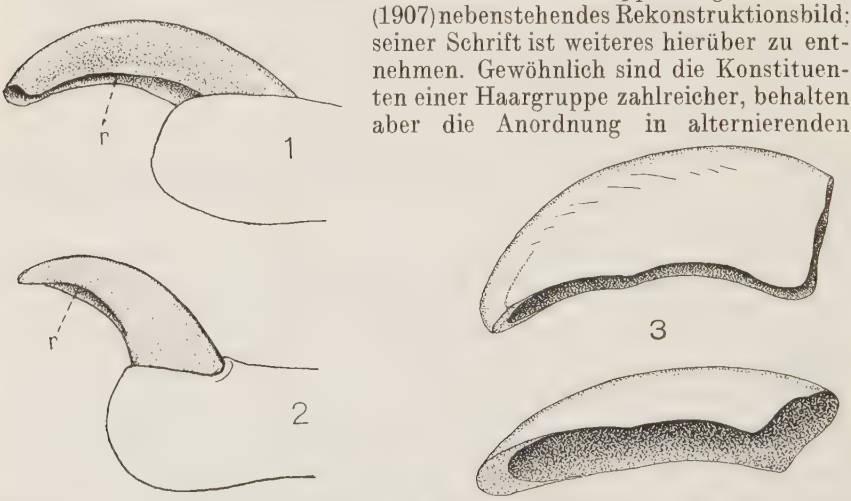


Fig. 537. 1 Kuppennagel von Hapale. 2 Kralle vom Eichhörnchen. Von der Seite ein wenig dorsalwärts gedreht. Vergrößert. Man beachte bei ersterem die durchlaufende, bei letzterem die endständige ventrale Rinne *r*. 3 Kuppennagel von Hapale jacchus ungefähr von der Seite und schräg von unten gesehen.

Reihen bei, die aber schließlich auch verschwindet durch Verschmelzung benachbarter Reihen. Schließlich kann zerstreute Stellung der Haare ohne jede Anordnung eintreten: so an einem Teil der Kopfhaare von Orang-Utan,

Schimpanse und Mensch. Die Besprechung weiterer Besonderheiten am Kopfhaar des Menschen liegt außerhalb unserer Aufgabe. Die bedeutende Länge, die es bei manchen Rassen desselben erreicht, könnte ein sekundärer Erwerb sein; es findet übrigens sein, wenn auch sehr bescheidenes Analogon im langen Kopfhaar mancher Affen, z. B. Orang-Utan, Ateles, im Schopf von Cebus-Arten usw.

Anderen Charakters ist der Rückenmantel von Midas (Mystax) oder die lange Mähne der Kopf- und Nackenhaare von Leontocebus verbunden mit Bartbildung. Letztere tritt auch anderwärts auf; am auffallendsten bei alten Männchen von Alouatta (Mycetes) seniculus. Damit ist aber die Frage nicht erledigt, ob nicht der Bart des Menschen als ein progressives, sekun-

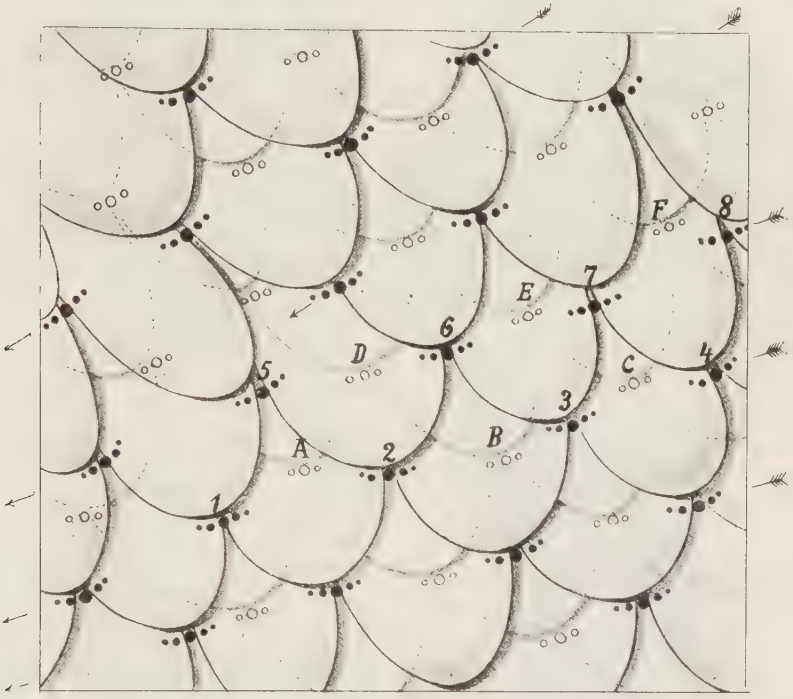


Fig. 538. Rekonstruktion des Schuppenkleides bei einem 4 monatigem menschlichen Fötus. Dreier- und Fünfergruppen der Haare nur als weiße resp. schwarze Scheiben angedeutet. × 40. Nach Stöhr (1907).

däres Geschlechtsmerkmal aufzufassen sei, wie A. Brandt will — und nicht als ein direktes Erbteil — wofür sein spätes Auftreten während der Geschlechtsreife und sein Fehlen bei manchen Rassen sprechen würde. Durch langes Rumpfhaar zeichnet sich Colobus aus. Selten tritt wolliges Haar auf wie bei Lagothrix, Brachyteles.

Vielfach sind die Affen ausgezeichnet durch auffallende Färbung des Haarkleides. Die Farbenunterschiede können das ganze Haarkleid betreffen, gemäß dem Geschlecht und der Jugend wie bei Alouatta-(Mycetes-)Arten; häufiger handelt es sich um auffällige lokale Färbung des Haares: wie weiß oder bunt gefärbte Schnurrbärte, Nasen-, Stirnbänder, perineale Flecken, anders gefärbte Schwanzenden u. dgl. mehr, die

wir mit Lönnberg (1908) in erster Linie als Schmuckfarben, vielleicht auch als Erkennungszeichen der Art- und Geschlechtsgenossen betrachten dürfen. Geringelte Färbung des Schwanzes, wie auch manche Lemuriden sie haben, tritt nur bei Hapalidae auf.

Andere Färbungen entstehen durch Pigmentierung der Haut, die durch dünne Behaarung oder Haarlosigkeit an umschriebenen Hautstellen sichtbar wird, so im Gesicht vieler Affen. Bei Cynocephalus kann es hierbei zu Bildung von Gesichtsschwielen kommen, deren häufig rote oder blaue Färbung auf verschiedenartiges Durchscheinen von subepithelial gelagertem Pigment beruht. Gesäßschwielen, d. h. ontogenetisch früh auftretende verhornte, nackte, verdickte Hautstellen, die den verbreiterten Sitzhöckern des Sitzbeins (Tubera ischii) entsprechen, kommen bei einer großen Zahl der Altweltaffen vor, die danach tyloglut genannt werden, im Gegensatz zu den atylen Anthropomorphen, denen solche Hornschwielen abgehen. Mit diesem Besitz steht in Zusammenhang die für die Cercopithecidae charakteristische Gewohnheit, auf diesen Tubera ischii und Gesäßschwielen in hockender Stellung zu sitzen, eine Haltung, welche die mehr oder weniger gebeugt sitzenden Anthropomorphen nicht annehmen. Diese Schwielen können durch rote Färbung auffallen, desgleichen die Anal- und Genitalgegend, die während der Brunst bei den Weibchen der Paviane und Schimpansen enorm anschwillt. Geringe marginale Anschwellung des bekannten nackten sternalen Flecks beim Weibchen von Theropithecus, der übrigens auch dem Männchen zukommt, erwähnt Pocock (1925).

Fig. 539. Anschwellungen der Gesäß- und Genitalregion eines brünstigen weiblichen Pavians (Papio porcarius). Nach Friedenthal, aus Meisenheimer.

Tubulöse und alveoläre Drüsen kommen allgemein vor. Erstere, die nur Schweiß absondern, münden in der Regel in die Haarfollikel; sie machen sich aber bereits bei Cynocephalus und Cercopithecus von diesen unabhängig. Andererseits ist aber z. B. beim Orang-Utan noch das ursprüngliche Verhalten bewahrt [de Meijere], teilweise auch noch beim Menschen, obwohl an nackten Hautstellen die tubulösen Drüsen durch eigene Schweißporen ausmünden. Zusammenrücken von Hautdrüsen an bestimmten Hautstellen kann auftreten, z. B. die perinealen Duftdrüsen der Hapalidae; eigent-

liche gehäufte Drüsen fehlen aber, mit Ausnahme von Achseldrüsen, die, ähnlich wie beim Menschen, bei Schimpanse und Gorilla ein eigenes Drüsenorgan bilden [Brinkmann 1909]. Das ganz vereinzelte Auftreten desselben und sein vermutlich sexueller Charakter ist um so auffallender, als ja das sonstige Fehlen solcher Duftorgane bei Affen, wie ich bereits 1904 zu erklären versuchte, seinen Grund hat in der Rückbildung des Geruchsorgans (vgl. auch unten S. 768). Im dreieckigen nackten Brustfleck des Männchens von Hylobates leuciscus Mülleri, den Pocock (1925) beschreibt, handelt es sich nicht um gehäufte Drüsen.

Die Milchdrüsen treten stets nur in einem brustständigen Paar auf; nur selten sind die Zitzen gegen die Achseln verschoben.

Der Schädel steht zunächst sichtlich unter dem Einfluß der im ganzen umfangreichen Hirnmasse. Namentlich beim jungen Tier äußert sich dies

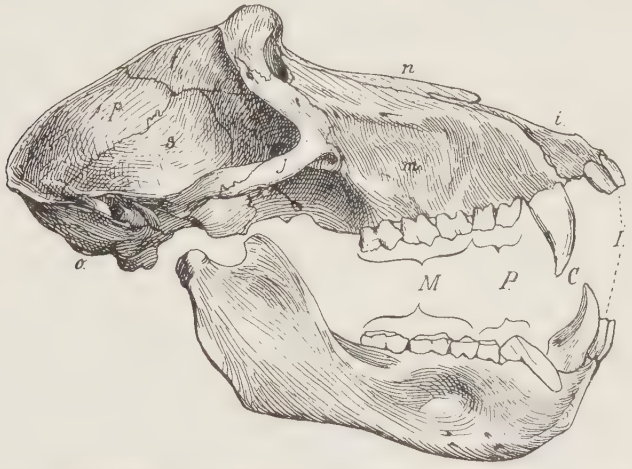


Fig. 540. Papio porcarius, erwachsenes Männchen. *C* Canini; *f* Frontale; *i* Intermaxillare; *I* Incisivi; *j* Jugale; *m* Maxillare; *M* Molares; *n* Nasale; *o* Occipitale; *p* Parietale; *P* Praemolares; *s* Squamosum.

in dem Umfang und der Rundung des Hirnschädels. Sein mehr dolichocephaler Charakter tritt aber namentlich bei Altwelt-Affen mit Zunahme des Alters zurück, wobei vielfach die anfängliche Prognathie bei weiterer Zunahme der Kiefer in einen gestreckten Gesichtsschädel übergeht. Nur selten wird die anfängliche Rundung des Hirnschädels verdeckt durch einen Sagittal- und Occipitalkamm. Am stärksten kommen diese zur Entfaltung bei alten Männchen mancher Anthropomorphen. Den Anlaß hierzu sah man in der Ausbildung des Musculus temporalis im Hinblick auf den schweren Unterkiefer derselben. Wir werden aber später bei diesem sehen, daß nach Bonnak (1924) noch andere Momente ins Spiel kommen als nur der mechanische Effekt des stark entwickelten Kauapparates. Weit schwächer sind diese Muskelkämme schon bei den Cynomorpha; den amerikanischen Affen fehlen sie ganz.

Die Lage des Hinterhauptsloches bewegt sich in Extremen. Es kann, entsprechend der Lage beim Menschen, ungefähr in der Mitte der Schädelbasis liegen, oder wie gewöhnlich bei Säugern am occipitalen Ende des

Schädels. Als Resultat von Bolks (1915) des betreffenden Studien, auf die hier verwiesen sei, ergab sich unter anderem, daß diese Lage unabhängig ist von der Stellung des betreffenden Affen im System. Auch daß kein ursächlicher Zusammenhang besteht zwischen der Lage des Foramen magnum und der Ausbildung der bipedalen Haltung; wohl eher ein solcher hinsichtlich der Verschiebung des Gesichtsschädels unter den Hirnschädel, vor dem er anfänglich lag. Entsprechend dem Umfang dieses Prozesses geschieht, allgemein gesagt, die Verlagerung des Hinterhauptsloches. Bolk wies eine postembryonale Verlagerung des Foramen magnum nach hinten nach, die auch Leche (1912) als eine allen Primaten, mit Ausnahme von Saimiris (Chrysothrix), und vielen anderen Säugetieren gemeinsame Erscheinung erkannte. Bei der Verschiedenheit des Grades der Verschiebung, auf deren vermutliche Ursachen hier nicht eingegangen werden kann, läßt sich mit Bolk nur sagen, daß mit der mehr zentralen Lage des Foramen magnum ein weniger spezialisierter Primatenschädel zusammenhängt.

Bekannt ist, daß die Ebene des Foramen magnum desto stärker geneigt ist, also mehr nach hinten sieht, je mehr es dem occipitalen Ende des Schädels genähert ist, also der quadrupeden Haltung der Säuger entspricht. Dieser Neigung entspricht die Verschiedenheit des Neigungswinkels der Ebene der Hinterhauptsschuppe. Durch bedeutende Entfaltung der Großhirnhemisphären überlagern diese das Cerebellum und das Riechhirn, demgemäß überlagert auch die Fossa cerebralis, sowohl die Fossa olfactoria als auch die Fossa cerebellaris. Ungefähr in dem Maße der Ausdehnung der Großhirnhemisphären nach hinten ist die Stellung des Supraoccipitale eine mehr oder weniger horizontale. Aber auch diesbezüglich herrscht Verschiedenheit unter den Affen, die nicht ihrer systematischen Stellung entspricht. So übertrifft z. B. der tiefstehende Saimiris (Chrysothrix) den Menschen bedeutend in der Beteiligung des Supraoccipitale an der Bildung der Schädelbasis, während bei weit höherstehenden Affen, wie Hylobates, die Hinterhauptsschuppe fast vertikal aufgerichtet ist (vgl. I, S. 92). Entsprechend der geringen Ausbildung der Lobi olfactorii, sind die Fossae olfactoriae klein.

Die Augenhöhlen sind nach vorn gerichtet und von der Temporalgrube getrennt durch ein Knochenblatt, das aus der Vereinigung von Frontale, Jugale und Alisphenoid entsteht, so daß Orbita und Temporalgrube nur noch durch die Fissura orbitalis inferior oder F. spheno-maxillaris in Verbindung stehen. Am wenigsten vollständig ist dieser Abschluß bei Aotus (Nyctipithecus).

Durch diese starke Entfaltung des Alisphenoid sind Foramen rotundum und Fissura orbitalis superior getrennt. Die genannte laterale Seitenwand der Orbita wird bei den Neuwelt-Affen überwiegend von der Orbitalplatte des Jugale gebildet, bei den Altwelt-Affen tritt hierbei Frontale und Alisphenoid mehr in den Vordergrund. Man hat gemeint, hierin einen leicht ersichtlichen Unterschied zwischen beiden Gruppen zu besitzen, der sich darin äußert, daß bei den amerikanischen das Squamosum das Frontale nicht berührte, und zwar infolge einer Nahtverbindung zwischen Parietale und Jugale. Die Altwelt-Affen aber sollte die Squamoso-Frontal-Naht charakterisieren. Ganz abgesehen davon, daß letztere Nahtverbindung auch durch Verbindung des Alisphenoid mit dem Parietale aufgehoben sein kann, wie beim Menschen, und daß diese Sutura spheno-parietalis regellos auch bei Anthropomorphen auftreten kann, hat namentlich F. Major nach-

gewiesen, daß es sich überhaupt nur um ein Mehr oder Weniger handelt. Von den Lemuroidea ab waltet die Tendenz ob, die Ausdehnung des Parietale namentlich von vorn her einzuschränken durch Ausdehnung des Jugale, Frontale, Alisphenoid und Squamosum. Die Phase der bedeutenden Ausdehnung des Parietale herrscht bei den Neuwelt-Affen vor, während bei der Mehrzahl der Altwelt-Affen das Umgekehrte statthat und die Beteiligung des Squamosum an der Bildung der Seitenwand des Schädels bedeutender wird. Die postorbitale Gegend der Neuwelt-Affen zeichnet sich ferner dadurch aus, daß die Orbitalplatte des Jugale durch ein verhältnismäßig weites Foramen zygomatico-orbitale [Joseph] (For. zygomatico-temporale) durchbohrt ist. Sie ist als letzter Rest der früheren weiten Kommunikation zwischen Orbita und Temporalgrube zu betrachten, von der die Fissura orbitalis inferior ein auffälligeres Überbleibsel ist. Allerdings tritt ein Gefäß und Nerv durch dieses Foramen zygomatico-orbitale, aber diese benötigen nicht ein derartig weites Loch, das überdies durch eine echte Membrana orbitalis mit glatten Muskeln geschlossen wird. Ihr entspricht bei Altwelt-Affen höchstens ein feines Gefäßloch.

Entsprechend der nach vorn gerichteten Lage der Orbitae, womit Ausdehnung der frontalen Region, Reduktion des peripheren Geruchsorgans und Neigung zur Verkürzung des Gesichtsschädels parallel geht, liegt das Lacrymale als kleiner, vertikal gerichteter Knochen innerhalb der Orbita, deren Innenwand angelagert, ohne oder mit nur kleinem facialen Teil. Das Foramen lacrymale liegt vor dem Lacrymale zwischen diesem und dem Maxillare. Nur ausnahmsweise, bei sekundärer Verlängerung des Gesichtsschädels wie bei Alouatta (Mycetes) und Cynocephalus, durchbohrt es das Lacrymale [Gregory 1920].

Bereits in Bd. I auf S. 62 wurde hervorgehoben, daß verschiedene Affen sich dadurch auszeichnen können, daß das Präsphenoid von der Teilnahme an der Bildung der Schädelhöhle ausgeschlossen wird durch basale Vereinigung der Frontalia. Sie liegen dann zwischen Mesethmoid und den Orbitosphenoidea. Diese Anordnung ist die herrschende bei Catarrhina, die aber ebenso wie dem Menschen auch dem Orang-Utan und manchen Platyrrhina fehlt.

Unter letzteren können bei einzelnen Arten, ebenso wie bei Tarsius, die Sehnervenlöcher sich bis auf eine unbedeutende Scheidewand nähern.

Das Alisphenoid hat einen großen Processus pterygoideus (Ectopterygoid), der in verschiedenem Grade getrennt ist vom Pterygoid (Processus entopterygoideus), womit die Weite der Fossa ectopterygoidea variiert. Sie ist bei der Mehrzahl der Platyrrhina (s. dort) aufgehoben durch Vereinigung des äußeren und inneren Pterygoid-Fortsatzes, von denen der letztere bis auf den Hamulus pterygoideus geschwunden ist. Ein Canalis pterygoideus fehlt.

Ein Vergleich mit dem gut entwickelten peripheren Geruchsorgan eines makrosmatischen Säugers lehrt, daß dieses Organ bei den Affen zurückgebildet ist. Zwei Hauptfaktoren haben hierbei umformend auf die Nasenhöhlen eingewirkt. Größenzunahme des Gehirns — der hervorragende Charakter der Affen —, namentlich des Stirnhirns, führte dazu, daß die Schädelhöhle sich über oder dorsalwärts von den Nasenhöhlen ausdehnen mußte. Letztere kamen damit in verschiedenem Grade unter die Schädelhöhle zu liegen, woraus wieder folgte, daß die Siebplatte eine horizontale Lage einnahm.

Zweitens rotierten die Augen gewissermaßen von der Seitenfläche des Schädels auf dessen Vorderfläche. Damit fand eine Verlagerung der Orbitae

nach vorn statt, wodurch namentlich die obere Partie der Nasenhöhlen eingeengt wurde. Dies äußert sich bekanntlich in der geringen Breite des Abstandes des Innenrandes der beiden Orbitae voneinander[1]). Es wird daher fälschlich auch wohl von dem schmalen Interorbitalseptum gesprochen, das beide Orbitae trenne. Wie unrichtig dies ist, erhellt doppelt aus der wichtigen Entdeckung E. Fischers, daß bei Affen, ebenso wie bei Tarsius, embryonal ein echtes Interorbitalseptum auftritt, wie es von Reptilien seit langem bekannt ist und dementsprechend zwischen dem hintersten Bezirk der beiden Orbitae liegt.

Dieser Befund liefert eine neue wichtige Stütze für die in Bd. I, S. 79 erörterte Ansicht, daß der Säugetierschädel den tropidobasischen zuzuzählen sei. Ob dieses Septum interorbitale ein direktes Erbstück ist von Ahnen mit gering entwickeltem Geruchsorgan, das sich auf die Affen forterbte und damit deren Herkunft von niedrig organisierten Säugern dokumentiert, oder ob hauptsächlich durch die oben genannten Faktoren das Geruchsorgan zurückging und damit die gewissermaßen latent gewordene Fähigkeit, ein Septum interorbitale zu bilden, von neuem erwachte, lassen wir mit Fischer ruhen, bis neue Daten vorliegen. Mir scheint der Rückgang des Geruchsorgans annehmbarer. Für den Haushalt der Tiere konnte er schadlos geschehen, da die für binokuläres Sehen günstigere Stellung der Augen neue Vorteile schuf. Bei vielerlei Tätigkeiten ließen sich die Tiere jetzt nicht mehr durch das niedrigere Geruchsorgan, sondern durch das höhere Sehorgan leiten, z. B. im Geschlechtsleben. Darauf darf vielleicht bezogen werden, daß gehäufte Drüsen, die sonst im Geschlechtsleben der Säuger eine so große Rolle spielen und dadurch die Ausbildung des Geruchsorgans stark beeinflussen, nur ausnahmsweise zur Entwicklung kamen (S. 765), wohl aber sichtbare Geschlechtsunterschiede, wie die schreienden Farben im Gesicht vieler Affen; die namentlich zur Brunstzeit intensive Färbung des Hodensackes, der Umgebung des weiblichen Genitale u. dgl. m.

Jedenfalls ist das periphere Geruchsorgan wenig entwickelt und stempelt die Affen zu Mikrosmatikern, wie beim Geruchsorgan zur Sprache kommen soll. Vom Ethmoid sei daher hier nur erwähnt, daß es stets ein Os planum in der Augenhöhle bildet. Von Bedeutung ist ferner das Mesethmoid insofern, als die knorpelige Scheidewand der Nasenhöhle bei den Neuwelt-Affen breit, bei denen der Alten Welt schmal ist, was auch der systematischen Verteilung in Platyrrhina und Catarrhina (s. unten S. 774) zugrunde liegt. Es treten aber Zwischenformen auf, unter ersteren Brachyteles (Eriodes), Aotus, Alouatta, unter letzteren Pithecus (Semnopithecus) [Winge].

Bezüglich der Schädelnähte im allgemeinen, die durch Bolk (1912) eingehendes Studium erfuhren, sei hier angemerkt, daß deren Obliteration sehr ungleich erfolgt, sowohl was Umfang als Zeitpunkt ihres Eintretens angeht, daß dieselbe aber um so früher eintritt, je höher das Tier in der systematischen Rangordnung steht. Demgemäß schließen sie sich bei den Anthropomorphen am frühesten, und zwar sehr früh, während die der Platyrrhina sich diesbezüglich viel menschenähnlicher verhalten und die Nähte erst sehr spät zur Obliteration kommen. Hauptsächlich anthropotomisch hat die Sutura

1) Daß das verschiedene Maß der Interorbitalbreite und ihr Verhältnis zur Breite des Gesichts in der Orbitalregion ein wichtiges Moment ist bei phylogenetischen Betrachtungen über die gegenseitige Stellung der Affen zueinander und gegenüber niederen und höheren Menschenrassen, hat G. Schwalbe dargelegt.

frontalis eine besondere Bedeutung erlangt. Nach Schwalbe (1904) ist sie unter Primaten nur bei der Mehrzahl der Lemuroidea entweder bleibend oder vorübergehend offen. Bei den Affen schließt sie sich normaliter früh, kurz vor oder nach der Geburt. Bei den Semnopithecidae obliteriert sie am spätesten und bleibt häufig persistent. Reste dieser Naht sollen Anlaß geben zur Fontanella metopica des Menschen (s. S. 815). Bolk (1911) bringt letztere in Zusammenhang mit dem supranasalen Teil der Stirnnaht, die Zeugnis ablegen soll von der Verkürzung der Nasalia innerhalb der Primatenreihe, die bei Catarrhina weit fortgeschritten ist. Die Nasalia variieren nach Breite, namentlich aber nach Länge, entsprechend der Schnauzenlänge, und haben ausgesprochene Neigung zu ankylosieren. Sie umschließen eine ovale Nasenöffnung zusammen mit den Intermaxillaria, welche gewöhnlich die Maxillaria hiervon ausschließen. Die Naht zwischen Intermaxillare und Maxillare schwindet meist früh, erhält sich aber bei den Cynomorpha wenigstens bis in ein hohes Alter.

Mit dem Petrosum verbindet sich das Mastoid, das zwischen Squamosum und Exoccipitale zutage tritt. Das Petrosum beteiligt sich an der Bildung des Foramen ovale, das nur ein Ausschnitt im Alisphenoid ist, bei Anthropomorphae aber ganz in demselben liegt. Bei diesen ist das Foramen lacerum anterius (medium) höchstens noch durch einen sehr schmalen Spalt vertreten, während es sonst bei Affen durch das Petrosum geschlossen ist. Das Foramen caroticum posterius liegt zwischen Pars petrosa und Bulla ossea oder deren Äquivalent. Entsprechend dem Umfang der Carotis interna, die wieder durch die Größe des Gehirns bedingt und demgemäß bei höheren Affen eine bedeutendere wird, nimmt auch der Umfang des Foramen sowie des Canalis caroticus an Umfang zu; der Kanal durchzieht die Trommelhöhle und tritt zwischen Labyrinthwand und Cellulae petrosae, von außen unsichtbar, in die Schädelhöhle auf dem Wege zur Sella turcica und zum Gehirn.

Was die Tympanalwand anlangt, so schließt diese sich nach van Kampen in erster Anlage eng an die der Lemuroidea an. Die Wand der Trommelhöhle wird bei diesen aus einer Platte des Petrosum gebildet, die späterhin in verschiedenem Grade zur Bulla ossea sich aufbläht und mit dem Tympanicum sich verbindet. Diese Platte entsteht vermutlich aus einem Entotympanicum. Die solchergestalt gebildete Bulla, welche Ausweitung erfährt durch Aushöhlung der Pars petrosa, erhält aber, im Gegensatz zu den Lemuroidea, wo sie hohl bleibt, zellige Struktur.

Bei den amerikanischen Affen behält das Tympanicum mehr oder weniger seine ursprüngliche Ringform, indem es höchstens einen äußerst kurzen äußeren Gehörgang liefert. Bei den Altwelt-Affen verlängert es sich dagegen zu einem langen rinnenförmigen Knochengebilde, das sich dorsalwärts an das Squamosum anlehnt und mit diesem den knöchernen äußeren Gehörgang formiert. Nur beim Gorilla wächst es zu einer fast geschlossenen tympanalen Röhre aus. Unrichtig ist es, darin einen prinzipiellen Unterschied zu sehen zwischen Neu- und Altwelt-Affen, daß erstere eine Bulla auditiva, letztere aber nicht hätten. Es sind nur graduelle Unterschiede, indem sie unter Altweltaffen bei den Anthropomorphae stets mehr auf eine flache Trommelhöhle zurückgegangen ist. Entsprechend diesem Rückgang nimmt die Aufblähung des Mastoid und die Pneumatisierung des hinteren Teiles des Squamosum zu. Aber nur beim Menschen erreichte das Mastoid die Größe seines Processus mastoideus, wohl infolge der Bedeutung des an

ihn inserierenden Musculus sterno-cleido-mastoideus für die aufrechte Haltung und Rotation des Kopfes. Ein Processus posttympanicus fehlt.

Die Fossa glenoidea ist flach; stets hat sie einen Processus postglenoideus und häufig ist ein Foramen glenoideum vorhanden. Der Processus paroccipitalis ist stets rudimentär. Die Zahl der Foramina condyloidea anteriora kann bis auf drei steigen. Anlangend die Pneumatizität des Schädels, so fehlt nach Paulli ein Sinus maxillaris nur bei Semnopithecus. Er dehnt sich beim Orang-Utan in die Basis cranii aus. Ein pneumatischer Raum im Stirnbein tritt bei Cebidae auf. Pneumatisierung des Mastoid ist eine Eigentümlichkeit des Menschen.

Die Unterkieferhälften ankylosieren sehr früh zu einem hohen symphysialen Teil, der aber nach hinten abfällt, so daß jede Kinnbildung fehlt. Die Länge des horizontalen Unterkieferastes variiert natürlich mit der Länge des Gesichtsteils des Schädels; der aufsteigende Ast ist im allgemeinen breit, mit mehr oder weniger abgerundetem Angulus, in der Quere verbreitertem Condylus und gut ausgebildetem Processus coronoideus.

Vom Zungenbein sei hervorgehoben, daß das Tympanohyale zwischen Bulla und Tympanicum bzw. Basis des äußeren Gehörgangs mit dem Schädel verwachsen ist; in sichtbarer Weise bei den niedrigen Altweltaffen. An seiner Statt erscheint ausnahmsweise ein Stylohyale als griffelförmiges Knochenstückchen; etwas häufiger, aber immerhin noch inkonstant, bei Anthropomorphae in der vom Menschen als Processus styloideus bekannten Form. Verknöcherungen im Cornu anterius fehlen sonst den meisten Catarrhini. Am häufigsten tritt noch ein Ceratohyale auf (Platyrrhina und manche Cercopitheci). Das Cornu posterius (Thyreohyale) übertrifft das vordere an Größe. Die trommelförmige Aufblähung des Basihyale zu einer Bulla hyoidea soll später bei Alouatta (Mycetes) besprochen werden.

Die Zahl der Thorakolumbalwirbel übersteigt nur ausnahmsweise bei Saimiris (Chrysothrix) und Aotus (Nyctipithecus) mit 22 Wirbeln die Zahl 20 und beträgt meistens 19; die der Rippen ist gewöhnlich 12—13 und höchstens 15 Paar. Im Gegensatz zum Menschen ist die Wirbelsäule als Ganzes gerade gestreckt. Inwieweit eine S-förmige Krümmung angedeutet ist sowie weitere Besonderheiten sollen bei den einzelnen Gruppen behandelt werden. An der Bildung des Sacrum, das stets schmäler und weniger konkav ist als beim Menschen, beteiligen sich außer den zwei Sakralwirbeln zwei oder drei pseudosakrale, die mit ersteren ankylosieren. Die Zahl der Kaudalwirbel fällt von 33 (Ateles) und 32 (Semnopithecus) auf 5—4 bei den Anthropomorphen, auf 3 bei einzelnen Cynopitheci. Bei solcher Reduktion fehlen Hypapophysen, die sonst stets vorhanden sind [Flower].

Die Clavicula ist bei allen kräftig entwickelt, desgleichen Acromion und Processus coracoideus. Das Schulterblatt ist aber nur bei den Anthropomorphen auffälliger verbreitert. Dem Humerus fehlt normalerweise ein Foramen entepicondyloideum bei allen Affen der Alten Welt, bei denen der Neuen aber nur den Genera Ateles, Alouatta (Mycetes) und Hapale. Radius und Ulna sind der Pronation und Supination fähig, bei den tiefer stehenden Formen aber nur in beschränktem Maße. Letztere zeichnen sich auch aus durch größere Länge des Oberarmes.

Im Carpus, der, mit Ausnahme der Anthropomorphen, mit beiden Vorderarmknochen artikuliert, fehlt ein Centrale nur beim Gorilla und Schimpanse, bei denen es mit dem Scaphoid verschmilzt. Scaphoid und Lunatum sind stets getrennt. Sehr allgemein liegt in der Sehne des Musculus

flexor carpi radialis ein sogenanntes radiales Sesambein, und zwar mit dem Scaphoid und Trapezium verbunden. Allgemein erfreut sich das Pisiforme einer bedeutenden Länge. Über die Länge der Finger wurde oben gehandelt und hervorgehoben, daß der Index niemals rudimentär, der Daumen aber meist klein ist. Wenn er, wie gewöhnlich, opponierbar ist, so äußert sich dies in der distalen Gelenkfläche des Trapezium, mit welcher er ein Sattelgelenk bildet. Die Nagelphalangen sind mehr oder weniger dorso-ventral zusammengedrückt, entsprechend ihrer Hornbekleidung, die einen Kuppen- oder Plattnagel bildet. Oben (S. 761) wurde bereits gesagt, daß nur die Hapalidae scheinbar davon abweichen und Krallenaffen genannt wurden, da sie, mit Ausnahme des Hallux, Krallen tragen sollten; bei ihnen überwiegt jedoch nur die laterale Kompression des Kuppennagels, der sich aber unterscheidet von der Kralle der typischen Unguikulaten. Abgesehen von den Hapalidae, deren Becken noch schmal und gestreckt ist, namentlich auch das Ilium, tritt bei den übrigen Affen Verbreiterung zunächst der Pubes ein. Verkürzung der Symphyse stellt sich erst bei den höchsten Formen ein. Weiterhin verbreitert sich auch das Ilium. Die Sitzbeine zeichnen sich bei den Altwelt-Affen aus durch stark verbreiterte Sitzbeinhöcker (Tubera ischii), denen die Gesäßschwielen entsprechen (S. 764). Beide Bildungen fehlen nur den Anthropomorphen und sind bei den Hylobatiden nur gering entwickelt. Der eigentliche Pfannenknochen erscheint nach Leche nur in reduzierter Form und kann bei verschiedenen Arten in verschiedener Weise mit einem der drei Beckenknochen verschmelzen, aber so, daß das Schambein fast ausnahmslos vom Acetabulum ausgeschlossen ist.

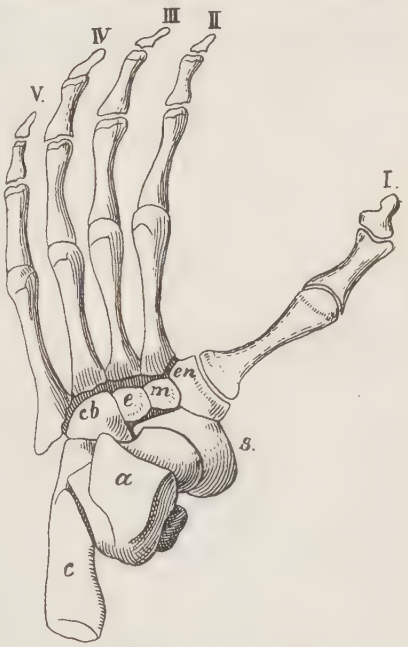


Fig. 541. Linker Fuß des Gorilla. Nach Topinard. *a* Talus; *c* Calcaneus; *cb* Cuboid; *e* Ecto-, *en* Ento-; *m* Mesocuneiforme; *s* Scaphoid.

Neben diesem längst bekannten ventralen (vorderen) Os acetabuli, zwischen Ilium und Pubis, fand van den Broek (1911) bei Primaten ein zweites kleineres dorsales zwischen Ilium und Ischium.

Dem Femur fehlt ein Trochanter tertius; sein Hals ist gewöhnlich kurz. Tibia und Fibula sind stets getrennt. Die Hinterextremität endet in einem anatomisch echten Fuß, der, oberflächlich betrachtet, namentlich bezüglich seiner Funktion, vom anthropozentrischen Standpunkt aus an eine Hand erinnert und dadurch Anlaß gab, die Affen, im Gegensatz zum Menschen (Bimana), Quadrumana zu benennen. Dieser Name ist durchaus zu verwerfen. Die Unterschiede vom menschlichen Fuß betreffen nur relative Verhältnisse, die bei den Anthropomorphen noch zur Sprache kommen sollen. Hier genügt es, auf die meist geringere Größe des Hallux

hinzuweisen, besonders aber auf seine größere Beweglichkeit und Fähigkeit der Ab- und Adduktion bei den Affen, die den Fuß zu einem Greiffuß macht, ohne daß er aber hierfür Muskeln hätte, die dem Menschen fehlten. Diese und andere Eigentümlichkeiten verlor der Fuß des Menschen und erwarb dafür andere, infolge seiner Gewohnheit, das Körpergewicht ganz auf die hintere Extremität zu verlegen, als er das Baumleben aufgab; vorausgesetzt, daß er ursprünglich arboricol war und nicht vielmehr, was wahrscheinlich ist, frühzeitig von Formen abzweigte, die bereits an Lokomotion auf dem Boden gewohnt waren.

Vom Muskelsystem sei nur an die in Bd. I, S. 231 behandelte Antlitzmuskulatur erinnert, die sich vom Musc. sphincter colli profundus herleitet und als mimische Muskulatur bei Primaten höhere Differenziation erlangt als bei irgendeinem Tier und bei den Anthropomorphen an die des Menschen sich anschließt. Damit wird das Gesicht der Affen ausdrucksvoller als bei anderen Tieren und ein Spiegel der seelischen Zustände.

Vom Gehirn läßt sich im allgemeinen nur sagen, daß es seinem Volumen nach groß ist, stets geringe Entfaltung der zentralen Teile des Geruchssinnes aufweist und daß stets die Großhirnhemisphären das Cerebellum überdecken; bei einzelnen kleinen südamerikanischen Affen selbst in dem Maße, daß sie darin alle Tiere und den Menschen übertreffen. Im übrigen bietet es mancherlei Unterschiede in den verschiedenen Abteilungen dar. Als die auffälligste darf gelten, daß es bei Hapalidae und Saimiris (Chrysothrix) fast furchenlose Großhirnhemisphären hat, da nur eine deutliche Fissura Sylvii und eine oberflächliche Vertiefung im Temporallappen besteht. Hierbei darf man aber nicht aus dem Auge verlieren, daß es sich um eichhörnchengroße Tiere handelt, die gerade ausgezeichnet sind durch die eben genannte enorme Ausdehnung der occipitalen Teile der Hemisphären, so daß sie das Cerebellum nach hinten weit überragen und die Hinterhauptsschuppe ganz in eine horizontale Lage hinter dem Foramen magnum drängen. Die Großhirnrinde erlangt solchergestalt große Flächenausdehnung auch ohne Faltung. Das Gehirn aller übrigen Affen hat aber gewundene Hemisphären. Der Windungsreichtum steht aber, wenn wir von den Anthropomorphen absehen, dem vieler Carnivoren, wie Hund und Katze nach, namentlich was die Ausbildung von Nebenfurchen angeht. Konstant lassen sich drei Furchen nachweisen, durch welche die Hemisphären in vier Lappen verteilt werden. Von diesen Grenzfurchen tritt am frühesten die Fossa Sylvii auf, welche Grube durch Überwallung seitens ihrer Umgebung zur Fissura Sylvii sich schließt. Sie begrenzt von hinten her den Frontallappen gegenüber dem Temporallappen. Die Grenze gegenüber dem Parietallappen liefert der Sulcus centralis (Sulcus Rolando). Er findet zwar sein Homologon in dem Sulcus coronalis der Carnivora, ist aber in der Art seines Auftretens charakteristisch für die Affen. Weit mehr ist dies der Fall mit der Grenzfurche zwischen Parietal- und Occipitallappen. Diese Fissura parieto-occipitalis ist eine den Affen eigene Bildung

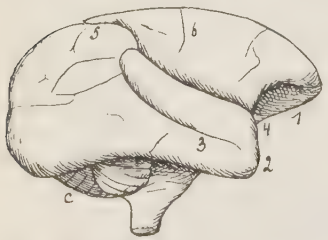


Fig. 542. Gehirn von Saimiris sciureus von der rechten Seite. Nat. Gr. *1* Orbitalfläche; *2* Temporallappen; *3* Sulcus temporalis superior; *4* Fissura Sylvii; *5* Sulcus interparietalis; *6* Sulcus centralis; *c* Cerebellum.

in Gestalt einer transversalen Furche, die nur den lissencephalen Affen fehlt und von der Oberfläche der Hemisphäre in die mediale Kante derselben einschneidet. Diese „Affenspalte", die auch wohl Sulcus occipitalis transversus heißt, tritt beim Menschen nur auf der medialen Hemisphärenfläche auf, auf der lateralen ist sie meist verwischt. Dehnt sie sich auf letzterer weit nach unten aus, so hilft sie die Grenze des Temporallappens gegenüber dem Occipitallappen abstecken. Der Temporallappen ragt in der Regel mehr oder weniger bedeutend vor und wird vom Sulcus temporalis superior durchzogen, der einigermaßen parallel zur Fissura Sylvii verläuft, daher auch wohl Parallelfurche heißt, auch auf fast windungslosen Hemisphären noch auftritt und selbst bei Hapalidae als schwacher Eindruck bemerkbar ist.

Gradatim bilden sich bei Semnopitheci, Hylobates und endlich bei Anthropomorphen die Merkmale aus, die das Menschengehirn auszeichnen.

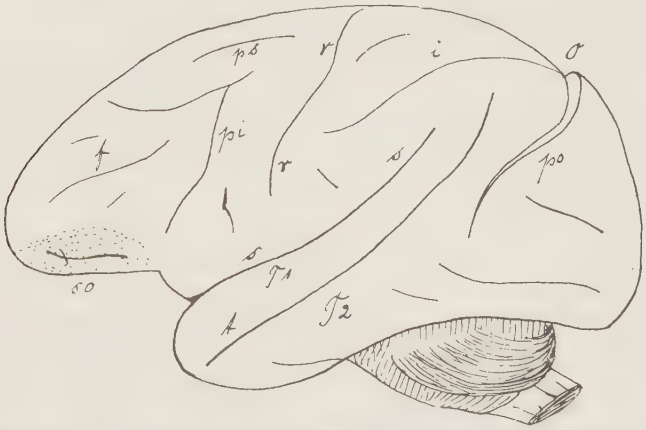


Fig. 543. Gehirn von Papio von der Seite. Nat. Gr. *f* Sulcus frontalis; *i* Sulcus interparietalis; *o* dessen Vereinigung mit *ps* Fissura parieto-occipitalis; *pi* Sulcus praecentralis inferior; *ps* Sulcus praecentralis superior; *r* Sulcus centralis; *s* Fissura Sylvii; *so* Sulcus orbitalis; *t* Sulcus temporalis superior; T_1, T_2 1. und 2. Temporalwindung.

Zunächst nimmt das absolute Hirngewicht zu, trotzdem wird das Verhältnis des relativen Hirngewichts für die Anthropomorphen ungünstig wegen der enormen Körperzunahme. Infolge des hohen Hirngewichts ist aber für den Menschen das absolute sowohl als auch das relative Gewicht des Gehirns sehr günstig. In ersterem wird es nur vom Elefanten und den großen Cetaceen übertroffen, in letzterem nur von den kleinsten südamerikanischen Affen, die mit einem geringen Körpergewicht ein relativ sehr hohes Hirngewicht paaren. Weiter ist Zunahme des Stirnlappens zu konstatieren, der seine Zuspitzung am ventralen Ende verliert und seine Konkavität dort, wo er der Orbitalfläche aufliegt. Am Boden der Fossa Sylvii tritt ferner Furchung auf, während die Affenspalte zurücktritt. Endlich hat allgemeine Zunahme der Nebenfurchen statt mit gleichzeitiger Abnahme ihrer Symmetrie.

Auf S. 767 wurde bereits theoretisch auf die Faktoren gewiesen, die dazu führen mußten, daß das periphere Geruchsorgan Reduktion erfuhr.

Auch der zentrale Teil desselben, das Rhinencephalon, bleibt so zurück, daß es das Gehirn zu einem mikrosmatischen stempelt. Offenbar ist dies bei den Anthropomorphen in höherem Maße der Fall als bei dem anderen Äußersten der systematischen Reihe: den Hapalidae. Von der Nasenhöhle wurde hervorgehoben, daß ihr oberer Teil äußerst kurz und schmal sei, auch dort, wo, wie bei den Anthropomorphen und dem Menschen, die Interorbitalbreite größer erscheint; es handelt sich dann eben um Pneumatisierung der inneren Wand der Orbita. Die horizontale Lage der Siebplatte und ihre Verkürzung bedingt die vertikale Stellung der Ethmoturbinalia, von denen bei Platyrrhina noch drei auftreten. Bei den Altweltaffen variiert ihre Zahl sehr, beträgt aber höchstens 4, obwohl sich embryonal wohl mehr anlegen, aber wohl nie die Zahl 5 überschreitend. Am stärksten äußert sich die Reduktion der Muscheln im Rückgang des Nasoturbinale der Catarrhina, der ein fast vollständiger sein kann. Deutliche Zeichen für den geringen Wert des Geruchsorganes, der nicht allein durch Raumverhältnisse und Änderungen im Schädelbau hervorgerufen wird, sondern auch bionomische Ursachen haben muß, äußern sich ferner darin, daß Ectoturbinalia höchstens in rudimentärem Zustande vorkommen, endlich darin, daß die Form der Ethmoturbinalia vereinfacht ist zu flachen, nicht mehr eingerollten oder gefalteten Platten. Das Maxilloturbinale ist klein und doppelt eingerollt bei den Platyrrhina und Hylobates. Die Catarrhina haben ein dreieckiges, plattenförmiges Maxilloturbinale; bei den niederen Formen unter ihnen steht das Geruchsorgan auf der niedersten Stufe unter Affen.

Bezüglich der äußeren Nase wurde auf S. 768 bereits hervorgehoben, daß im allgemeinen bei den Affen der Neuen Welt die knorpelige Nasenscheidewand sich durch bedeutendere Dicke auszeichne vor der schmäleren der Altweltaffen. Dies beeinflußt den Stand der Nasenlöcher, die bei letzteren, wie beim Menschen, nach abwärts sehen. Sie heißen daher Catarrhina im Gegensatz zu den neuweltlichen Platyrrhina, deren Nasenlöcher nach außen schauen. Übrigens unterscheidet sich bei letzteren auch die Nasenwurzel durch größere Breite. Daß es sich bezüglich dieser Unterschiede kaum um prinzipielle, eigentlich nur um graduelle handelt, erkannte bereits Winge (1895), indem er schon auf Zwischenformen wie Brachyteles unter den Platyrrhina und auf Colobus unter den Catarrhina hinwies (S. 768). Zu ersteren fügte A. O. Forbes Aotus und Alouatta, bei denen die Nasenlöcher weniger lateral sind, oder, um es mit Pocock genauer auszudrücken, deren Nasenlöcher durch ein Septum getrennt sind, das kaum die Länge des längsten Durchmessers eines Nasenloches übertrifft, was im echt-platyrrhinen Zustand reichlich der Fall ist. Diesen vermittelnden Zustand nennt Pocock „stenorhin".

Während das Nasenskelet der Affen aus denselben Knochen und Knorpeln besteht wie beim Menschen, hat nur letzterer eine prominente Nase, allerdings in verschiedenem Grade, je nach der Rasse. Dies wird bei den Affen bedingt durch die Ausdehnung der Oberkiefer, die geringe Weite der äußeren Nasenöffnung, die Form der Nasenknorpel, namentlich aber dort, wo das Gesicht menschenähnlicher wird, durch die Kleinheit und die geringe Prominenz der Nasalia. Das gilt auch für den den Semnopithecinae angehörigen Nasalis larvatus. Dessen ungeheure Nase (s. Fig. 547) fällt daher mehr unter die Kategorie der Rüsselbildungen, während bei Hylobates und Rhinopithecus von einer prominenten Nase gesprochen werden darf.

Von der Umwandung der Trommelhöhle und dem verschiedenen Verhalten des äußeren Gehörganges wurde bereits auf S. 769 gehandelt Bezüglich der Gehörknöchelchen läßt sich aus Dorans Untersuchungen hervorheben, daß die Anthropomorphen sich in diesen mehr dem Menschen als den übrigen Affen nähern, die ihrerseits mit der Mehrzahl der niedrigeren Säuger übereinstimmen, namentlich in den geraden, wenig divergierenden Schenkeln des Steigbügels. Der knöcherne äußere Gehörgang ist bei den Platyrrhina kaum mehr als ein verbreiterter Rand des Annulus tympanicus; die äußere Gehöröffnung ist daher auffallend weit. Die Catarrhina haben dagegen einen vom Tympanicum gelieferten verhältnismäßig langen äußeren Gehörgang (S. 769).

Das äußere Ohr kam bereits in Bd. I auf S. 208 zur Sprache. Abgesehen von den Anthropomorphen schließt es sich enger an die Halbaffen, überhaupt an niedere Säuger an, deren Ohrmuschel mehr oder weniger spitz endet und am Hinter- (lateralen) Rande nicht eingerollt ist. Solche Einrollung, wie sie von der ganzen Helix des Menschen bekannt ist, beschränkt sich auf den medialen Rand der Muschel. Bei Cynomorpha kann sie ausgiebiger werden, während gleichzeitig die Muschelspitze niedrig wird und am lateralen Rande tiefer zu liegen kommt. Sie schwindet bei Hylobates ganz, dessen Ohr überhaupt das Maximum der Vereinfachung erfuhr. Auch das Ohr der Anthropomorphen erlitt erhebliche Reduktion, die, was z. B. Anlagerung an den Kopf anlangt, weiter ging als beim Menschen. An seinem eingekrempelten Helix läßt sich aber meist noch die ursprüngliche Muschelspitze nachweisen; häufig nur noch durch eine Anzahl konvergierender stärkerer Haare, die dem Haarzipfel an der Muschelspitze primitiver gebauter Ohren entsprechen und auch noch beim Menschen auftreten können [Schwalbe, Wallis].

Im Gegensatz zu den Lemuroidea und zu Tarsius haben die Augen eine Macula lutea und Fovea centralis, entsprechend dem diurnalen Bau der Retina, der nach Woollard (1927) nur bei Nyctipithecus ein nokturnaler ist. Die Decussatio der Sehnerven ist eine unvollständige. Da die Lage der Augen binokulares Sehen gestattet, der zentrale Sehapparat hoher Ausbildung sich erfreut, dürfen wir für die Affen auch stereoskopisches Sehen annehmen. Im übrigen charakterisieren eine Anzahl Merkmale mehr negativer Art ihre Augen. Denselben fehlt ein Tapetum lucidum, ferner ein Musculus retractor bulbi, womit wohl in Verbindung steht die geringe Ausbildung der Membrana nictitans, die sich auf eine mehr oder weniger prominente Caruncula lacrymalis reduziert, aber wohl niemals eines kleinen Blinzknorpels entbehrt, auch finden sich noch Reste der Harderschen Drüse.

Die Zunge, die gewöhnlich mit zarten Papillae filiformes und zerstreuten Papillae fungiformes bedeckt ist, hat gegenüber derjenigen der Halbaffen Fortschritte gemacht, die sich nach Sonntag im Verschwinden der Sublingua und der Lytta äußern, während die Tast- und Geschmacksorgane zunehmen, und zwar in steigendem Maße von den Hapalidae bis zu den Anthropomorphen. Namentlich an der Zungenspitze nehmen die Tast- und Geschmackspapillen zu. Gleiche progressive Zunahme gilt für die Papillae foliatae (laterales Organ); noch auffallender für die Papillae vallatae. Deren Zahl betrug ursprünglich 3, in Dreiecksform angeordnet mit nach vorn offenem Winkel, sie kann aber bis auf 8, selbst auf 12 steigen durch Vermehrung der medianen Papillen in Y-förmiger Anordnung. Eine eigentliche Unterzunge fehlt; die Plica sublingualis (fimbriata) ist aber umfang-

reich bei den Anthropomorphae. Nur der Orang und Mensch hat eine apikale Nuhnsche Drüse.

In der Mundhöhle fallen an derem Dach die Gaumenleisten auf, deren Zahl einigermaßen in Zusammenhang steht mit der Länge des knöchernen Gaumens.

Unter den Altwelt-Affen sind die Cercopithecinae im Besitz von echten Backentaschen, die gegenüber dem Vestibulum oris abgegrenzt werden durch eine obere und untere laterale Schleimhautfalte. Diese Falten treten deutlich bei Semnopithecinae auf und dürfen vielleicht als Rudimente von Backentaschen gelten. Ehlers traf sie auch bei Anthropomorphen an, wo sie in der Höhe der Eckzähne zwischen Wangenschleimhaut und Ober- und Unterkiefer sich entfalten. Solche Schleimhautduplikatur kann auch beim Menschen auftreten [Favaro]. Daß sie zur Abgrenzung der Backentaschen gebraucht wird, ist kein Grund, in ihrem Vorkommen Andeutung etwaiger Backentaschen bei den Vorfahren, die dann verloren gingen, zu erblicken. Die Backentaschen der Cercopithecidae sind weit eher ein Erwerb eben dieser Tiere in Zusammenhang mit ihrer Nahrungsweise.

Hinsichtlich des Gebisses, das stets ein heterodontes und diphyodontes ist, dürfen wir von der Annahme ausgehen, daß es von einem Gebiß sich herleitet mit der Formel $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3} = 44$, mit dem Milchgebiß $i\frac{3}{3}$ $c\frac{1}{1}$ $p\frac{4}{4} = 32$. Diese Formel erfuhr aber Änderungen. Zunächst in der Zahl der Incisivi, die in jeder Kieferhälfte auf 2 zurückgingen. Sie sind meißelförmig und die unteren vertikal gestellt mit Ausnahme der Pithecinae, wo sie nach vorn geneigt sind. Dies ist bei verschiedenen Cebidae auch der Fall mit den oberen. Auch anderwärts können die I eine prognathe Stellung haben. Die Canini sind stets caniniform, überragen aber bei Hapale die Incisivi nicht und zeichnen sich nur selten durch bedeutende Größe aus, die nicht ursprünglich, sondern ein späterer Erwerb ist, wie die säbelförmigen C mancher Hylobates-Arten und wie bei Cynocephalus, dessen bleibender Eckzahn stark hervorragt. Er verursacht ein Diastem zwischen dem unteren C und dem ersten Prämolar, dessen Breite abhängt vom Ausmaß des oberen C. Ist der, übrigens stets kleinere untere C von einigem Umfang, so ruft er ein Diastem zwischen dem lateralen oberen I und dem C hervor. Im allgemeinen erfreuen sich die Männchen eines stärkeren C.

Die Zahl der Backenzähne wechselt nach den Gruppen. Sie ist nach der geläufigen Auffassung bei den Hapalidae: $P\frac{3}{3}$ und $M\frac{2}{2}$, bei den übrigen amerikanischen Affen: $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$, bei allen Altwelt-Affen $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$, wie beim Menschen. Die Formel für die Backenzähne wäre somit in Winges Schreibweise bei den Hapalidae $\frac{23456}{23456}$, für die Cebidae $\frac{234567}{234567}$, für die Altwelt-Affen $\frac{34567}{34567}$.

In der aufsteigenden Reihe der Affen accentuiert sich im allgemeinen in steigendem Maße die Bicuspidität der Prämolaren, die anfänglich noch einen hinteren Nebenhöcker aufweisen kann. Meist haben sie im Oberkiefer 2, im Unterkiefer 1 Wurzel. Abweichend vom gewöhnlichen Verhalten verliert der hintere P seinen molariformen Charakter. Von den Molaren hat der 3. Neigung zu Reduktion bis zum Schwunde. Dementsprechend schwinden seine Wurzeln bis auf eine; der zweite hat oben meist 3, unten meist 2, ebenso der erste. Die Krone ist von trituberkulärem Bau bei Hapalidae und einzelnen Cebidae, während die übrigen eine vierhöckerige Krone

haben. Dies ist der Typus der Catarrhina, für weitere Details sei auf die Familien und auf Gregorys „Origin and evolution of human dentition" verwiesen. Darin wird auch die Auffassung vertreten, daß, wie früher allgemein geschah, die beiden übrig gebliebenen Incisivi als 1. und 2. zu deuten seien. Und was die obengenannte Reduktion der Backenzähne auf $\frac{3}{3}$P und $\frac{3}{3}$M, bei Hapalidae auf $\frac{3}{3}$P und $\frac{2}{2}$M und bei Catarrhina auf $\frac{2}{2}$P und $\frac{3}{3}$M anlangt, so deutet er die Verminderung als Verlust von $P\frac{1}{1}$, eine Erscheinung, die wir auch von anderen Ordnungen kennen; ferner als Ausfall auch von $P\frac{2}{2}$. Als Schwund, etwa infolge von Verkürzung der Kiefer,

Fig. 544. In den Rubriken „Schema der Gebißformel" und „genetisches Schema" ist je die Gesamtzahl der Zähne einer Schädelhälfte ober- resp. unterhalb der Kaulinie graphisch dargestellt worden. Zähne der ersten Zahnserie sind durch Kreise, solche der zweiten durch Quadrate, Wechselzähne klein, Dauerzähne groß markiert. Die Incisiven sind durch Schraffur, die Eckzähne durch schwarzen Ton, die Postcaninen durch Punktierung, und zwar die prämolariformen durch helle, die molariformen durch dunkle gekennzeichnet. Nach H. Bluntschli.

deutet er den Fortfall des 3. M bei Hapalidae, wofür es ja auch anderwärts Beispiele gibt.

Gegenüber dieser einfachen, althergebrachten Deutung der Incisivi sind aber auch andere Auffassungen möglich, worauf bereits E. Rosenberg (1895) hingewiesen hat. Neuerdings hat dann Bolk (1906 und später) eine ganz andere Erklärung der Reduktionserscheinungen im Gebiß der Primaten gegeben. Auf ontogenetischen und morphogenetischen Gründen hin nimmt er zunächst für die Schneidezähne an, daß nicht I_3, sondern I_1 geschwunden sei. Die weitere Frage, ob bei Reduktion der I von 3 auf 2 immer derselbe Zahn zur Exkalation komme, hält auch Bluntschli (1911)

für unentschieden. Im übrigen ist er ein Anhänger der weitergehenden Hypothese Bolks, die er in der graphischen Darstellung in Fig. 544 übersichtlich klargelegt hat.

Vom Gebiß der Cebidae mit 6 Backenzähnen ausgehend, erklärt auch diese Hypothese den Verlust des hintersten Molaren durch Exkalation. Für den Verlust in der Prämolarenreihe der Catarrhina nimmt sie aber eine Substitution an in folgender Form. In der ersten Zahngeneration, der ja die Molaren angehören, sei eine „terminale Reduktion" durch Verlust des ursprünglichen M_3 eingetreten. Der 4. Praemolaris aber habe seinen hinfälligen Charakter verloren und erscheine nur in der 2. Generation als Dauerzahn, der als Molaris funktioniere und damit die Molarenreihe auf 3 bringe. Somit hätte kein Verlust in der Prämolarenreihe statt. Bezüglich derselben sei noch die Übereinstimmung hervorgehoben, welche zwischen der Krone der hintersten Milchprämolaren und der Krone der Dauermolaren besteht. Auch bezüglich des M_4, der vielfach bei Anthropomorphen auftritt, sei auf die Schriften von Bolk verwiesen sowie auf Gregorys Bestreitung (1921) dieser anziehenden Hypothese, die nicht steht oder fällt mit der Dimer-Theorie (I, S. 264).

Mit Ausnahme der Semnopithecinae ist der Magen einfach, mehr oder weniger retortenförmig, höchstens mit Verschiedenheiten in der Ausdehnung der Cardia nach rechts, die bei Hapalidae eine bedeutende ist und auf Vergrößerung der Fundusdrüsenregion abzielt. Eine Cardiadrüsenregion mit Drüsenschläuchen, also ohne Belegzellen, kann auftreten z. B. bei Cercopithecus und Cercocebus [Salomon]. Den langgestreckten Magen der Semnopithecinae zeichnen zwei Muskelbänder aus, die ungefähr der großen und kleinen Kurvatur entsprechen, von denen letzteres von der Cardia bis zum Pylorus zieht. Ähnlich wie im menschlichen Colon quellen zwischen denselben zahlreiche Aussackungen hervor, die nach Zahl und Umfang am bedeutendsten sind am kardialen Teil des Magens. Kleiner und spärlicher werden sie im pylorialen Teil, der überhaupt sich verengernd zuläuft und gleichzeitig eine spiralige Drehung macht. Man bringt diesen Bau in Zusammenhang mit der Nahrung der Semnopitheci, die wenigstens ganz vorwiegend aus Blättern und jungen Trieben besteht.

Der Darmkanal verhält sich zur Körperlänge im Mittel wie 1 : 5—8 und folgt in den Hauptzügen der vom Menschen bekannten Anordnung. Zunächst fällt gegenüber den Lemuroidea die Ausbildung des Colon transversum auf, das zusammen mit dem Colon ascendens und descendens stumpf hufeisenförmig das Ilium umgibt. Schleifenbildung oder gar Einrollung des Colon transversum fehlt. Seine nur erst geringe Länge bei Hapalidae entspricht vermutlich der niedrigen Stellung dieser Abteilung. Auch die Flexura sigmoidea des Colon descendens tritt erst bei Altwelt-Affen auf. Diese haben auch eine deutliche Ausbildung der Haustra über das ganze Colon und drei Taeniae longitudinales, von denen bei Hylobates eine vierte auftritt. Drei Taeniae sind auch bei südamerikanischen Affen die Regel, obwohl deren Orientierung abweicht von der des Menschen.

Das Coecum bildet bei Altwelt-Affen einen einfachen konischen Blindsack, der nur bei Hylobates und den Anthropomorphen einen Processus vermiformis trägt, in welchem sich lymphoides Gewebe aufhäuft und der im Wachstum gegenüber dem übrigen Coecum zurückbleibt. Weniger einheitlich ist das Coecum der Neuwelt-Affen. Zwar fehlt hier stets ein Wurmfortsatz, aber im übrigen ist es bei Ateles wie bei den Catarrhina

beschaffen, bei den übrigen ein hakig gebogenes, mehr oder weniger sich verengerndes Rohr.

Alle haben eine Flexura duodeno-jejunalis und ein kurzes Mesenterium commune. Im übrigen bietet aber das Mesenterium Unterschiede dar, die außerhalb unseres Rahmens fallen [vgl. Klaatsch, v. Loghem]. Sie äußern sich namentlich in der allmählich erworbenen, sekundären Fixierung des Colon an die hintere Bauchwand im Bereich des Mesoduodenum.

Von der Leber läßt sich nach G. Ruges Untersuchungen im allgemeinen sagen, daß sie bei den Affen der Neuen Welt eine Mittelstellung einnimmt zwischen der Leber der Halbaffen und der der Altwelt-Affen. Bei letzteren entfernte sie sich schrittweise vom ursprünglichen Zustand durch Reduktion der Lappenbildung, Abnahme des kranio-kaudalen und Zunahme des dorso-ventralen Durchmessers. Dieses Flacherwerden der Leber, das namentlich bei Anthropomorphen in die Augen springt, wurde Bd. I, S. 301 in Zusammenhang gebracht mit der geringen Konvexität des Diaphragmas, die ihrerseits wieder in Zusammenhang steht mit der Umformung des Thorax. Die Rückbildung der Lappen äußert sich auch im linken Stamm- und Seitenlappen, sowie im Hohlvenenlappen; hiermit verbindet sich kompensatorisch stärkere Ausbildung des rechten Stamm- und Seitenlappens. Eine Gallenblase ist stets vorhanden und am Lobus centralis dexter, ventral von der Leberpforte, gelagert.

Die ursprüngliche Organisation der Hapalidae und Cebidae äußert sich auch im Kehlkopf, insofern ihr Epiglottisknorpel, nach Göppert, noch den Zusammenhang bewahrt hat mit den Wrisbergschen Knorpeln; bei den übrigen Affen besteht dieser Zusammenhang nicht mehr. Auch in anderen Teilen zeigt der Larynx der ersteren Anklänge an den der Lemuroidea. Kohlbrugge kommt zu dem Resultat, daß den Affen die wahren Stimmbänder des Menschen fehlen, insofern als die entsprechende Schleimhautfalte, welche die kaudale Begrenzung des Morgagnischen Ventrikels bildet, nicht wie beim Menschen nach innen in den Hohlraum des Larynx mit scharfem Rande hereinragt, welcher durch den Luftstrom in Schwingung versetzt wird. Die wahren Stimmbänder der Affen sind nach oben gerichtet, ragen nicht vor, auch hat der Musculus thyreo-arytaenoideus, der beim Menschen die Spannung, Lage und Form der Stimmbänder regelt, keine Beziehung zu ihnen. Hat endlich der Arytänoidknorpel einen Processus vocalis, was meist nicht der Fall ist, so inseriert das Stimmband nur ausnahmsweise, wie beim Orang-Utan [Kohlbrugge], an diesen, sonst an die Spitze des Arytänoid, womit Änderung seiner Spannung und Lage gleichfalls aufgehoben ist. Hierin ist die Einförmigkeit der Stimmbildung der Affen zu suchen. Sekundär kann auf ihre Verstärkung und Modulation die Ausbildung von Kehlsäcken einwirken, die häufig, namentlich im männlichen Geschlecht, in bedeutender Entfaltung auftreten.

Ganz für sich steht der bereits in Bd. I, S. 310 hervorgehobene dorsale Kehlsack von Ateles. Im übrigen sind die Kehlsäcke von zweierlei Art. Meist leiten sie sich von vergrößerten Morgagnischen Ventrikeln her und treten, wie wir bei Platyrrhina sehen werden, in verschiedener Form und Ausdehnung auf, letzteres selbst so, daß sie in dem erweiterten Zungenbeinkörper Platz suchen müssen. Bei den Anthropomorphen und bei Symphalangus (Hylobates) syndactylus sind es ebenfalls Ausstülpungen der Morgagnischen Ventrikel, somit laterale Kehlsäcke. Aber nur beim letztgenannten sind sie symmetrisch, bei den Anthropomorphen kommt als Regel nur

einer zu besonderer Entwicklung. In welchem Umfang das beim alten Orang-Utan-Männchen der Fall ist, zeigt Fig. 237 in Bd. I. Der Kehlsack aller übrigen Affen ist ein unpaarer, ventraler medialer, der zwischen Epiglottis und Thyreoid hervortritt und in einer Aushöhlung des Hyoid Platz finden kann; bei Alouatta (Mycetes) (Fig. 238, Bd. I) in dem Maße, daß der Zungenbeinkörper die Gestalt einer großen Knochenblase annimmt. Übrigens kann bei verschiedenen Arten ein Kehlsack fehlen [Cuvier], am auffälligsten ist dies bei Hylobates, wo nur Symphalangus (H.) syndactylus, bekannt durch seine starke Stimme, hiermit versehen ist.

Als vierte Art von Kehlsackbildung hat die von Mystax (Midas) rosalia zu gelten, wo Cuvier eine mediale Ausstülpung der Kehlkopfschleimhaut zwischen Cricoid und Thyreoid antraf.

Der Bronchialbaum hat einen rechtsseitigen eparteriellen Bronchus, der aus dem Hauptbronchus entsteht. Die Zahl der Lungenlappen ist rechts meist vier, links drei bis zwei. Außerdem hat die rechte Lunge einen Lobus subpericardiacus (L. impar s. azygos), der aber bei den Anthropomorphen Reduktion erfährt oder, besser gesagt, in die Lunge aufgeht, so aber, daß sein Bronchus sich noch am Bronchialbaum nachweisen läßt [Aeby]. Er verlor seine Selbständigkeit infolge einer Reihe von Veränderungen, die der Thorax, das Diaphragma, die Pleura erfuhr und bei den Anthropomorphen, wo sie ihr Maximum erreichen, näher beleuchtet werden sollen.

Vom Blutgefäßsystem genügt hervorzuheben, daß es der Hauptsache nach dem vom Menschen bekannten Verhalten folgt. Die Abweichungen gelten mehr Detailpunkte; unter diesen tritt die Gefäßverteilung der Hinterextremität in den Vordergrund, wie auch nicht anders zu erwarten ist, da beim Menschen die Hinterextremität das einzige lokomotorische Organ ist, das die gesamte Körperlast zu tragen hat. Dementsprechend nehmen Knochen und Muskeln zu, ihrem Nahrungsbedürfnis genügt die Arteria saphena nicht mehr, wie dies noch bei Hapalidae der Fall ist. Bei diesen sind die Arteria tibialis antica und postica äußerst schwache Muskelzweige der Art. femoralis, die allmählich erst an Bedeutung gewinnen und beim Menschen zur vollen Entfaltung kommen, zusammen mit den Arteriae glutaeae und der Arteria peronea. Starke Glutäal- und Wadenmuskeln sind ja ein Merkmal des Menschen. „Les fesses n'appartienent qu'à l'homme."

Wundernetze, wie sie in den Extremitäten mancher Lemuroidea und von Tarsius vorkommen, fehlen den Affen durchaus. Ihnen kommt sämtlich nur eine Vena cava anterior zu.

Allgemein hat Descensus der Testikel statt, und zwar ist dies offenbar bereits eine solch alte Einrichtung, daß wenigstens in vielen Fällen der Processus vaginalis total obliteriert oder zum mindesten so verengt ist, daß ein Zurücktreten der Testikel in die Bauchhöhle ausgeschlossen ist. Allerdings bleibt bei anderen die Kommunikation zeitlebens offen [Frankl]; namentlich bei jungen Affen ist dies häufig der Fall, die dann den Testikel in die Bauchhöhle zu ziehen vermögen. Auch der Cremaster erfuhr häufig Reduktion, insofern als er nur aus longitudinalen Fasern des Musculus transversus abdominis besteht und nur eine geringe Anzahl Muskelfasern enthält. Bei anderen ist der Cremastersack kräftiger und erfreut sich der Beteiligung des Musc. obliquus internus, dessen Fasern bei Semnopithecus selbst den einzigen Cremastermuskel liefern. Auch in anderen Teilen zeigen sich schwankende Verschiedenheiten. So kann bei hoher Lage der Testikel

eine Chorda Gubernaculi auftreten; eine Skrotalanlage fehlt den Catarrhina meist, bei den Platyrrhina kommt sie hier und da vor. Das Scrotum ist ein postpeniales, bald ein sitzendes, seltener ein hängendes; bei der subintegumentalen Lage der Testikel bei Hylobatiden springt das Scrotum so wenig vor, daß es als fehlend angegeben wird. In der im allgemeinen geringen Ausbildung eines selbständigen Scrotum und in der mehr ventralen Lage der Testes vor der Symphyse sieht Bolk (1907) einen Rückschritt gegenüber einer früheren besseren Ausbildung, hervorgerufen durch die Verlängerung der Schamfuge und die Entwicklung der Gesäßschwielen. Ein hängendes Scrotum würde letzteren gegenüber gefährdet sein bei der vielfach eingenommenen sitzenden Stellung.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen den Männchen stets Glandulae vasis deferentis. Alle haben Glandulae vesiculares, die entweder einfache oder verästelte Drüsenschläuche sind, ferner eine gut entwickelte, einen einzigen Körper darstellende Glandula prostatica, die aber bei einigen Arten aus zwei verschiedenen, übereinanderliegenden Abteilungen besteht. Glandulae urethrales als vermutliche Homologa der Littréschen Drüsen des Menschen scheinen noch reduziert aufzutreten [Oudemans]. Im Parenchym der Prostata liegt die kleine Vagina masculina (Uterus masculinus).

Der Penis, über dessen Äußeres ausführlich De Beaux (1917), Mysberg (1923) und Pocock (1925) berichten, ist ein sogenannter Penis pendulus oder semipendulus, d. h. er hängt frei vom Schambogen herab, während zwischen seiner dorsalen Wurzel und dem Beckenrande ein Ligamentum suspensorium penis ausgespannt ist oder aber nur sein Endabschnitt ist herabhängend. Daneben kann ein Musculus levator penis auftreten. Die ursprüngliche Duplizität der Corpora cavernosa penis erhellt bei vielen zeitlebens aus einer medianen longitudinalen Scheidewand, bei anderen wird sie unvollständig bis zum vollständigen Schwunde. Das Corpus cavernosum urethrae endet in einer meist konischen oder pilzförmigen Eichel, die in vielen Fällen ein Os penis enthält, dessen Ausmaß sich einigermaßen regelt nach der Größe des Penis, die eine sehr verschiedene ist. Ein Praeputium ist vorhanden; die Musculi ischio- und bulbo-cavernosi bieten nichts Auffallendes. Das Scrotum ist postpenial, hängend oder sitzend.

Die Ovarien liegen niemals in einem Tentorium. Abweichend von den Lemuroidea und Tarsioidea ist der Uterus ein Uterus simplex, auch ist die Clitoris niemals durchbohrt; das will sagen, daß die Urethra ventralwärts von der Clitoris im Vestibulum vaginae ausmündet. Die enorme Clitoris von Ateles und Alouatta, die einem Penis täuschend ähnlich sieht und ihn an Größe übertrifft, ist aber an ihrer Ventralseite gefurcht (I, S. 350). Solche hypospadische Spaltung der Clitoris findet sich aber auch anderwärts, z. B. beim Orang. Eine dem Hymen des Menschen entsprechende Schleimhautfalte am Scheideneingang ist von verschiedenen Affen bekannt. Die Schamspalte wird jederseits von den kleinen Schamlippen umgeben; die großen kommen, wenn überhaupt, meist nur zu geringer Entfaltung.

Diese Teile, sowie die Umgebung der weiblichen Geschlechtsorgane überhaupt schwellen zur Brunstzeit bei manchen Catarrhina enorm auf, auch hat Menstruation statt (s. S. 764).

Der Embryo ist durch eine scheibenförmige Placenta mit dem Uterus innig verbunden. Er hat ferner einen kleinen Dottersack, das sogenannte Nabelbläschen, der zwar früh vaskularisiert wird, aber niemals eine Dotter-

sacksplacenta bildet; zwar bei Hapalidae umfangreicher zu sein scheint, aber niemals die Keimblase ausfüllt. Als rudimentäres Gebilde zwischen Chorion und Amnion gelegen, bildet er schließlich einen Bestandteil der Nachgeburt. Auch ist charakteristisch der, auch vom Menschen bekannte „Haftstiel" oder „Bauchstiel", an welchem der Embryo aufgehängt ist und durch den die Venae omphalo-mesentericae, später die Umbilikalgefäße in das Mesoderm des Chorion und seiner Zotten treten. Die Allantois dagegen bleibt nur ein entodermales, gefäßloses Rudiment. Hieraus geht bereits hervor, daß die Affenplacenta, die wir namentlich durch Selenka und, was die höheren Formen anlangt, neuerdings auch durch Strahl u. a. näher kennen, mancherlei cänogenetische Prozesse zeigt. Zum Teil sind sie wohl Folge der frühzeitigen Verwachsung des stark wuchernden und früh zottentreibenden Trophoblastes [Hubrecht] der Eiblase mit der hochentwickelten Uteruswand. Hierdurch entstand die primäre Discoplacenta [Selenka], die bei amerikanischen Affen die einzige Placenta ist und bei allen Affen sich vorfindet. Daneben entsteht aber bei den Cynomorpha eine sekundäre Discoplacenta, indem mit der Vergrößerung der Fruchtblase das Chorion mit der gegenüberliegenden Uteruswand in Berührung kommt, mit ihr verschmilzt und ein zweites oder sekundäres Zottenfeld bildet. Zwischen ihm und dem primären bleibt das übrige Chorion glatt. Bei Hylobatidae und Anthropomorphae tritt an Stelle der sekundären Discoplacenta nur transitorisch während der ersten Schwangerschaftsmonate ein Zottenäquivalent auf. Bei der Geburt werden nach dem Embryo die Eihäute und die Decidua ausgestoßen. Abgesehen von den Hapalidae, die bis zu drei Junge werfen, wird bei anderen als Regel nur ein Junges geboren, das zwar behaart und sehend, aber hilflos zur Welt kommt und die Sorge der Mutter beansprucht.

Die im vorhergehenden nach Bau und Verbreitung näher charakterisierten Affen lassen sich in zwei Hauptabteilungen verteilen, die in herkömmlicher Weise Platyrrhina und Catarrhina benannt sind, obwohl das zur Benennung benutzte Merkmal kein scharf scheidendes ist (S. 774). Diese Verteilung geschieht auf Grund einer Anzahl Charaktere, die zwar taxonomisch wertvoll sind, aber keineswegs eine absolute Trennung rechtfertigen, etwa in der Weise, daß die zahlreichen Berührungspunkte der beiden Abteilungen nur konvergenter Art seien. Zweifelsohne hängen die beiden Abteilungen an ihrer Wurzel zusammen; den Grad ihrer Blutsverwandtschaft hat aber weitere Forschung noch darzulegen. Offenbar datiert aber die Trennung der beiden Hauptstämme weit zurück; ihr redet denn auch die geographische Trennung das Wort.

An der Hand einiger Charaktere läßt sich die auf S. 784 entworfene tabellarische Übersicht über die Unterordnungen und weiteren Abteilungen der Affen aufstellen.

Wollten wir auch dem Menschen einen Platz in dieser Tabelle anweisen, so hätte dies, anatomischer Gründe wegen, am ehesten in dem Kreise der Catarrhina zu geschehen. Hierbei wäre aber gleich im Auge zu behalten, daß er zweifelsohne zu den heutigen Anthropomorphen nur entferntere Verwandtschaftsbeziehungen hat; sie gehören nicht in seine direkte Genealogie, sind vielmehr als Parallelformen zum Menschen zu betrachten. Über seine vielumstrittene Genealogie hat jüngsthin Gregory (1920) seine ansprechenden Ansichten dargelegt in Form eines Stammbaumes, der in

Prof. Abels Abschnitt über die Vorgeschichte der catarrhinen Affen Aufnahme fand (S. 834).

Wenn ferner aus unserer Tabelle eine gewisse Stufenleiter von den Hapalidae zu den Anthropomorphen herauszulesen ist, so ist damit nicht gesagt, daß diese Stufenleiter etwa von den Anthropomorpha durchlaufen wurde. In einzelnen Punkten kann sich ein Hapalide weiter entfernt haben vom Ursprünglichen, als ein Anthropomorphe. Das gilt gleicherweise für den Menschen. Der hohen Differenzierung seines Gehirns, seines Sprachorganes, seiner Hand halten nicht alle anderen Organe Schritt. Vieles weist vielmehr darauf, daß der Mensch sich manches Ursprüngliche bewahrt hat und daß sein Stammbaum weit zurückreicht. So erklärt es sich, daß er in einzelnen primitiveren Merkmalen (Geruchsorgan z. B.) Anklänge selbst an die Cebidae und bezüglich des weiblichen Geschlechtsapparates nach Bolk (1907) an die Hapalidae darbietet. Sie weisen darum noch nicht auf engere Verwandtschaft, sondern sind eben nur Zeichen der Stammesverwandtschaft überhaupt, von der der eine Stamm dieses, der andere jenes primitive Merkzeichen hinübergerettet hat bis in diese moderne Zeit.

(S. Tabelle auf S. 784.)

1. Überfamilie: Platyrrhina.

In umstehender tabellarischer Übersicht erfuhren die südamerikanischen Affen bereits eine genügende Charakterisierung. Der Natur der Sache nach wurden hierbei die Unterschiede, welche die Hapalidae und Cebidae trennen, mit Nachdruck hervorgehoben. Unrichtig wäre es, hierdurch zu viel Schatten zu werfen auf die vielfachen Übereinstimmungen, welche zwischen beiden bestehen, namentlich wenn wir dabei primitivere Vertreter der Cebidae, wie Callicebus (Callithrix), ins Auge fassen. Es wird dann deutlich, daß beide Familien an ihrer Wurzel eng zusammenhängen. In welchem Grade, bleibt weiterer Forschung vorbehalten, sobald diese sich in ausgedehnterem Maße, als es bisher der Fall war, auch die Kenntnis der Westaffen wird angelegen sein lassen. Früher den Ostaffen gegenüber stiefmütterlich behandelt, erfuhren sie erst neuerdings durch Bolk, Bluntschli, Pocock und letzthin durch J. Beattie [1927][1]) eingehenderes Studium.

1. Familie: Hapalidae.

Als in mancher Hinsicht niederste Abteilung der südamerikanischen oder Westaffen haben die Hapalidae zu gelten. Bezüglich ihrer kommt der neueste Autor Beattie (1927) in seiner ausgezeichneten Monographie zum Schluß, daß es sich empfiehlt, die Hapalidae als Überlebende eines Stadiums in der Entwicklung der Platyrrhina anzusehen und als eng verwandt mit den Vorfahren des heutigen Tarsius und mit den eocänen Tarsioidea.

Diese kleinsten unter den Affen sind dicht behaarte, meist gesellig lebende, eichhornartige Tiere, mit buschigem, häufig farbig geringeltem Schwanz, der wenigstens so lang ist wie der Körper, aber niemals ein Greifschwanz ist. Der runde Kopf hat ein teilweise nacktes Gesicht, große, für Affen weit voneinander entfernte Augen und Ohren, deren dichte Haar-

1) Diese wichtige Arbeit erschien während der Drucklegung und konnte kaum mehr benutzt werden.

Dichotomische Übersicht über die recenten Affen.

P_2 vorhanden. Der verbreiterte äußere Rand des Annulus tympanicus bildet einen äußerst kurzen knöchernen äußeren Gehörgang. Bulla tympani aufgebläht. Vorwiegend Zygomatico-parietal-Naht infolge Vorherrschens des Jugale in der Orbitalplatte. Foramen orbito-temporale groß. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen stets. Colon descendens bildet keine Flexura sigmoidea. Coecum meist hakig gebogen, sein blindes Ende höchstens geringfügig verengert. Knorpelige Nasenscheidewand meist breit, Nasenlöcher dadurch nach außen gerichtet. Schwanz niemals mit weniger als 14 Wirbeln, meist körperlang; zuweilen ein Greifschwanz. Ursprung der Ethmoturbinalia getrennt. Niemals gehen von den Morgagnischen Ventrikeln Laryngealsäcke aus. Nur eine primäre Discoplacenta.

I. *Platyrrhina.*

Ohren behaart. Nagelphalangen mit krallenförmigen Kuppennägeln; mit Ausnahme des Hallux, der Plattnagel hat. Daumen nicht opponierbar. Schwanz buschig, kein Greifschwanz. $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{2}{2}$. Foramen entepicondyloideum fehlt. Werfen bis 3 Junge.

I. *Hapalidae.*

Ohren mehr oder weniger nackt. Nagelphalangen mit Platt- oder Kuppennägeln. Daumen, wenn vorhanden, opponierbar. Abgesehen von Brachyurus ist Schwanz lang, glatt behaart, häufig ein Greifschwanz mit terminaler nackter Hautstelle. $I\frac{2}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$. Foramen entepicondyloideum meist vorhanden. Werfen 1 Junges.

II. *Cebidae.*

P_2 fehlt. $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$. Tympanicum bildet langen, rinnenförmigen knöchernen äußeren Gehörgang. Bulla tympani höchstens kaum aufgebläht. Vorwiegend Squamoso-frontal-Naht infolge Vorherrschens von Frontale und Alisphenoid bei Bildung der Orbitalplatte. Foramen orbito-temporale klein. Backentaschen und Gesäßschwielen meist vorhanden. Platt- oder Kuppennägel. Colon descendens bildet Flexura sigmoidea. Coecum ein einfacher Kegel, zuweilen mit Processus vermicularis. Nasenscheidewand in der Regel schmal, Nasenlöcher nach unten gerichtet. Schwanz zuweilen auf wenige Wirbel reduziert; niemals Greifschwanz. Ethmoturbinalia am Ursprung vereinigt. Laryngealsäcke meist vorhanden. Neben der primären Discoplacenta eine sekundäre oder wenigstens transitorische Andeutung einer solchen. Werfen als Regel 1 Junges.

II. *Catarrhina.*

Sternum schmal, lang; Thorax kielförmig. Darmbeinschaufel schmal, nach innen flach. 19—20 Thorako-lumbal-Wirbel. Vorderextremität kürzer als hintere. Treten mit ganzer Sohlenfläche auf. Haare des Arms von der Schulter zur Hand gerichtet. Gesäßschwielen. Backentaschen meist vorhanden. Coecum konisch. Die 4 Höcker der M quer verbunden. C bricht vor den P durch. Neben der primären eine vollständige sekundäre Dauerplacenta (*Cynomorpha*).

III. *Cercopithecidae.*

Sternum kurz, breit; Thorax faßförmig. Darmbeinschaufel mehr oder weniger breit und innen konkav. 16 bis 18 Thorako-lumbal-Wirbel. Vorderextremität länger als die hintere. Haare am Oberarm nach abwärts, am Unterarm nach aufwärts gerichtet. Backentaschen fehlen. Höcker der M getrennt, unten 5, oben 4. C bricht erst nach den P durch. Coecum mit Processus vermicularis. Neben der primären Discoplacenta am anderen Eipol nur ein transitorisches sekundäres Zottenfeld (*Anthropomorpha*).

Kleine Gesäßschwielen. 18 Thorako-lumbal-Wirbel. 13 Rippen. M ohne Runzeln. Ilia wenig verbreitert und konkav. Gehen auf voller Fußsohle.

IV. *Hylobatidae.*

Ohne Gesäßschwielen. 16—17 Thorako-lumbal-Wirbel. 12—13 Rippen. M mit Runzeln. Ilia stark verbreitert, konkav. Gehen z. T. auf dem Fußrande.

V. *Anthropomorphae.*

bedeckung häufig, ebenso wie am Nacken verlängert ist, auch kann die Oberlippe eine Art Schnurrbart zieren. Außerdem treten supraorbitale, infraorbitale, supra- und infralabiale Vibrissae auf.

Die Hinterextremitäten sind länger als die vorderen. Mit Ausnahme der ersten Zehe des Fußes, die einen Plattnagel trägt und verkürzt ist,

haben alle Nagelphalangen an scharfe, gekrümmte Krallen erinnernde Nagelbekleidungen, die Anlaß gaben, sie Krallenaffen zu nennen oder Arctopitheci im Hinblick auf eine angenommene Ähnlichkeit mit den Krallen der Bären. Auf S. 761 wurde ausführlich auseinander gesetzt, daß es überhaupt keine echten Krallen (Falculae) sind, sondern stark komprimierte und zugespitzte Kuppennägel (Tegulae). Bereits in der 1. Auflage wurde zu ihrer Erklärung an Umformung aus Plattnägeln gedacht, wie sie ja unter Cebidae Lagothrix und Brachyteles in ihren stark komprimierten und zugeschärften Nägeln, und stärker noch Callimico zu sehen geben. Dies alles gegenüber der Ansicht, daß die „Krallen" der Hapalidae ein Erbstück unguikulater Vorfahren seien. Letztere Ansicht ist also jetzt in der Form hinfällig geworden. Nur folgende wichtige Frage bleibt. Bei den Hapalidae ist der Daumen kurz und nicht opponierbar, er liegt in der Ebene der übrigen Finger, während er bei den übrigen Affen und den Lemuroidea meist ausgedehnter Abduktion und Opposition fähig ist. Er kann aber auch bei diesen Rückbildung erfahren bis zum völligen Schwunde. Dies wird wohl mit dem Gebrauch der Hand in Zusammenhang stehen. So ist es nicht ungereimt, anzunehmen, daß bei den Hapaliden die Anpassung an die arboricole Lebensweise in anderer Bahn sich bewegte, und die Extremitäten mit scharfen krallenartigen Gebilden, die aus Plattnägeln ihren Ursprung nahmen, ausrüstete, im Hinblick auf eine andere Art des Kletterns, die mehr derjenigen der Eichhörnchen z. B. gleicht.

Fig. 545. Mystax (Oedipomidas) Geoffroyi. $^1/_1$ nat. Gr. *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *N* Nasale; *P* Parietale.

Abgesehen vom opponierbaren, jedenfalls weit spreizbaren, mit Plattnagel versehenen Hallux, sind die Zehen kurz, die Metatarsalknochen aber erheblich verlängert. Der Talus einigermaßen carnivorenartig, der übrige Tarsus von primitivem Bau. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt.

Am glatten Schädel, dem Muskelkämme und Supraorbitalwülste ganz abgehen, zeichnet sich die Occipitalgegend aus durch ihre Verlängerung nach hinten infolge der Ausdehnung der Großhirnhemisphären in kaudaler Richtung. Hierdurch nimmt die Squama occipitis eine stark schräge Lage an und ist gleichzeitig das Hinterhauptsloch basalwärts verschoben. Das Parietale ist sehr groß; sein vorderes Ende geht über das gering entwickelte Alisphenoid hinweg und verbindet sich mit der Orbitalplatte des Jugale. Letzterer Knochen liefert denn auch in Hauptsache die Orbitalplatte, die vom Foramen zygomatico-orbitale (s. oben S. 767) durchbohrt wird. Sie bildet den größten Teil des Bodens der Orbita, sowie deren Außenwand. Vorn grenzt das Jugale an den sehr kleinen facialen Teil des Lacrymale, das ein marginales Foramen lacrymale hat und das Intermaxillare vom Kontakt mit dem Frontale ausschließt. Der schlanke Processus zygomaticus des Jugale reicht nicht bis zur Fossa glenoidea. Die Siebplatte wird jederseits nur durch ein einziges Foramen olfactorium durchbohrt. Das Foramen opticum liegt im Orbitosphenoid. Foramen rotundum und ovale sind selbständig.

Das Tympanicum hat einigermaßen die Form eines Ringes bewahrt, der einerseits mit einer entotympanalen zelligen Bulla ossea verwachsen ist, andererseits mit einer schmalen Lippe vorspringt und damit den Anfang eines äußeren Gehörganges bildet, der aber so unbedeutend ist, daß das Trommelfell von außen sichtbar ist (S. 769).

Die Wirbelsäule hat 19 Thorako-lumbal-Wirbel, deren Zahl häufig nur 18—17 beträgt. In ersterem Falle, der die Regel ist, setzt sie sich aus 12 oder 13 thorakalen und 7 oder 6 lumbalen Wirbeln zusammen. Ferner hat sie 3 Sakral- und bis zu 25 Kaudalwirbel. Die Zahl der Rippen beträgt 13.

Vom Gehirn wurde bereits die auffallende Ausdehnung des occipitalen Teiles hervorgehoben, wodurch das Cerebellum sehr ausgiebig überdeckt wird. Abgesehen von der Fissura Sylvii und rhinalis ist die Oberfläche der Hemisphären glatt; letzteres ist allerdings wenig auffallend, wenn man die geringe Größe der Tiere beachtet. Da sie aber mit ihrem geringen Körpergewicht ein hohes Hirngewicht verbinden, so daß das Verhältnis des letzteren zum ersteren, z. B. bei Mystax (Midas), wie 1 : 26 werden kann, so übertreffen sie hierin den Menschen (I, S. 152).

Über die verschiedenen Auffassungen des Gebisses wurde bereits ausführlich auf S. 776—778 gehandelt. Es genüge daher hier festzustellen, daß es sich durch die Formel $I\frac{1.2}{1.2}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{2.3.4}{2.3.4}\ M\frac{1.2}{1.2}$ wiedergeben läßt. Die Gesamtzahl der Zähne: 32, stimmt somit mit der der Altwelt-Affen überein, aber nicht die Zusammensetzung der Backenzähne. Einzig unter Affen beträgt die Zahl der Molaren in jeder Kieferhälfte nur zwei, während sonst stets drei vorkommen. Im Gegensatz zu diesen, aber in Übereinstimmung mit den übrigen Neuwelt-Affen, sind 3 Prämolaren vorhanden. Das Milchgebiß ist vollständig, wie aus folgender Formel in Winges Schreibweise hervorgeht $\frac{1.2.1.2\,3\,4\,5\,6}{1.2.1.2\,3\,4\,5\,6}$. Bei Hapale sind die oberen I schmal, gestreckt und einigermaßen vorragend, das gilt auch für die unteren, von denen namentlich der äußere dem kleinen Caninus ähnelt. Letzterer ist bei den übrigen Genera wenigstens um die Hälfte länger als der äußere I. Die Prämolaren haben, wohl infolge von Verschmelzung, nur eine Wurzel. P_2 und P_3 haben Innenhöcker, der untere P_3 hat fast die Krone eines M erlangt. Der obere M^2 ist noch sehr ursprünglich, da ihm der 2. Innenhöcker noch fehlt.

Backentaschen fehlen durchaus. An dem an und für sich schon kurzen Darmkanal, dessen Länge ungefähr ¼ der Körperlänge beträgt, fällt namentlich die Kürze des Dünndarms auf. Colon ascendens und descendens, letzteres ohne Flexura sigmoidea, sind verhältnismäßig lang, ihre Flexura dextra und sinistra einander genähert; das Colon transversum erreicht daher einige Länge nur durch eine kaudalwärts gerichtete Bogenbildung. Das verhältnismäßig lange, hakig gebogene Coecum verengert sich kaum distalwärts.

Von Mystax (Leontocebus) rosalia gibt Cuvier das Auftreten eines ventralen Laryngealsackes zwischen Cricoid und Thyreoid an.

Der Penis soll einen Penisknochen besitzen; das Scrotum ist ein sessiles.

Im Gegensatz zu den übrigen Affen werfen sie 2—3 Junge, trotzdem sind nur 2 pektorale Zitzen vorhanden. Der Dottersack des Embryo erhält sich lange Zeit; auch hat derselbe 2 Venae umbilicales, die sich unterhalb der Leber vereinigen.

Diese kleinen, von Früchten und Insecten lebenden Äffchen schließen sich unter den Platyrrhina am engsten an die Mycetini an. Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren.

Diagnose. Die Hapalidae sind eichhornartige, südamerikanische kleine Affen, mit buschig behaartem, langem Schwanz, der niemals ein Greifschwanz ist; mit dicht behaarten Ohren, breiter Nasenscheidewand und lateralwärts gerichteten Nasenlöchern. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen. Mit Ausnahme des kurzen opponierbaren Hallux, der einen Plattnagel trägt, haben die übrigen Nagelphalangen an Krallen erinnernde Kuppennägel; Daumen verschieden lang, nicht opponierbar. Tympanicum halbringförmig, bildet nur Andeutung eines knöchernen äußeren Gehörganges. Die Orbitalplatte des Jugale verbindet sich mit dem Parietale und wird durch ein Foramen zygomatico-temporale durchbohrt. Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{2}{2}$, Milchgebiß vollständig, Backenzähne tuberkulär. Zwei pektorale Zitzen. Placenta deciduat, diskoidal; werfen bis zu 3 Junge.

Geographische Verbreitung. Diese gesellig lebenden Affen sind auf die tropischen Walddistrikte Süd-Amerikas beschränkt, indem die nördlichste Art: Mystax (Oedipomidas) Geoffroyi ungefähr bis zum 15.° nördl. Br. reicht; die südliche Grenze geht bis zum Wendekreis des Steinbocks, bis wohin Hapale jacchus, Mystax chrysopygus und rosalia sich ausdehnt.

Taxonomie.

Die Ansichten über die systematische Verteilung der Hapalidae gehen weit auseinander. Während Schlegel (1876) seine 24 Arten, Meerwarth (1898) seine 26 Arten sämtlich in dem einzigen Genus Hapale vereinigte, werden diese durch andere Autoren über verschieden zahlreiche Genera verteilt, von denen der letzte Autor Pocock (1917) vier annimmt.

Tatsächlich unterscheidet sich Hapale Illig. durch die langen, schmalen, vorstehenden Incisivi, von denen die unteren kaum kürzer sind als die kurzen Canini, die zusammen eine angeschlossene, einigermaßen spatelförmige Reihe bilden, die damit an die Zahnstellung von Lemuriden erinnert, ebenso wie das zurücktretende Kinn. Der Schwanz hat mehr oder weniger vollständige farbige Ringe. Diese sind vollständig und die Ohren mit Haarpinseln ausgestattet bei der bekanntesten Art *H. jacchus* L. mit weißem, rhombischen Stirnfleck und weißen Ohrhaaren. — *H. pygmaea* Spix hat unvollständige Schwanzringe und nur 16 cm Kopf- und Rumpflänge und ist somit der kleinste Primat; er ist auf das peruanische Stromgebiet des Amazonenstromes beschränkt.

Die übrigen Hapalidae sind unter Mystax Gray zusammenzufassen, da der ältere Name Midas Geoffr. bereits vergeben ist. Sie sind sofort erkennbar an der stärkeren Ausbildung der C, von denen namentlich der untere um ein Drittel oder mehr die Länge der äußeren I übertrifft, von

denen sie durch ein Spatium getrennt sind. Schwanzringe und Ohrpinsel fehlen. Hierher *M. midas* L. von Guiana und Peru; *M. mystax* Spix aus dem Amazonengebiet. Pocock leitet von Mystax zwei Genera ab, denen wir höchstens subgenerischen Wert zuerkennen möchten. Die eine Abzweigung Leontocebus Wagn. mit der bekannten Art *M.* (*L.*) *rosalia* (L.), dem Löwenäffchen von Rio de Janeiro, erfuhr nach ihm skansorische Differenzierung durch Verlängerung von Hand und Fingern. Ferner hat sie mähnenartig verlängertes Kopf- und Nackenhaar. Die andere Abzweigung vertritt Oedipomidas Reich. mit Rückbildung der Ohren und benachbarter nackter Ohrgegend; *Oe. geoffroyi* Puch. von Columbia, Panama, Costa Rica ist der nördlichste Hapalide.

Hinsichtlich des Genus Callimico Ribeiro und seiner fraglichen Zugehörigkeit zu den Hapalidae vgl. S. 796.

2. Familie: **Cebidae**.

Diese ausnahmslos Bäume bewohnenden Affen der Neuen Welt, die niemals mehr als die Mittelgröße altweltlicher Affen erreichen, sind in der Regel dicht behaart. Das gilt in besonderem Maße für den ganzen Pelz solcher Formen, wie Callicebus (Callithrix) oder Alouatta (Mycetes), daneben können aber auch einzelne Körperteile besonders bevorzugt sein. So trägt das alte Männchen von Chiropotes (Pithecia) satanas einen gewaltigen Bart, während eine gescheitelte Haarmasse perückenartig seinen Kopf überwölbt. Bei verschiedenen Genera, z. B. Pithecia, Chiropotes, Alouatta, treten ferner auffällige Unterschiede im Haarkleid nach Farbe und Wuchs auf, entsprechend Alter und Geschlecht. Hierbei gleicht das Jugendkleid des Männchens dem des Weibchens, während es erwachsen ausgezeichnet sein kann durch andere Färbung, großen Backen- und Kinnbart, durch üppigen Wuchs des gescheitelten Kopfhaares. Letzteres kann endlich im ganz alten Tier, z. B. von Pithecia, durch Usur kurz werden.

Die brustständigen Zitzen sind zuweilen nach der Axilla hin verschoben und können bei Mycetes selbst in der Achselhöhle liegen. Gesäßschwielen fehlen durchaus.

Mit Ausnahme des Genus Brachyurus (Cacajao) ist der Schwanz wenigstens von Körperlänge. Häufig ist er ein Greifschwanz, und zwar bei Ateles, Alouatta (Mycetes), Lagothrix und Brachyteles ein echter, indem sein Ende an der Unterfläche nackt ist mit Tastlinien, so daß er gewissermaßen als 5. Hand wirkt. Das ist auch der Fall bei Cebus capucinus. Aber auch bei den übrigen Arten von Cebus ist er noch ein wichtiges Hilfsorgan beim Klettern, da er zwar rundum behaart ist, aber spiralig sich um Äste rollen kann. Die übrigen Genera haben einen buschigen Schwanz ohne besonderes Greifvermögen.

Im Gegensatz zu den Hapalidae tragen alle Nagelphalangen Plattnägel, doch ist hervorzuheben, daß dieselben bei Lagothrix und Brachyteles äußerst stark komprimiert und zugeschärft und bei Callimico wie bei Hapalidae krallenartig sind. Der Daumen kann bei Ateles und zuweilen auch bei Brachyteles fehlen, zuweilen in verschiedenem Grade an den beiden Händen eines Individuums; jedenfalls ist er funktionslos. Sonst ist er ähnlich dem der Hapalidae, indem er den übrigen Fingern gleicht, kurz und nicht opponierbar ist. Der Hallux ist dagegen, abgesehen von Ateles, wo er etwas reduziert ist, gut entwickelt und weit spreizbar. Nur Callimico stimmt

in Hand und Fuß mit den Hapalidae überein. Im übrigen gehen die Cebidae auf allen Vieren, wobei sie die ganze Hand- und Fußsohle aufsetzen.

Der Schädel liegt seiner Form nach zwischen zwei Extremen. Das eine vertritt Alouatta (Mycetes), bei dem die vertikale Höhe des stark gewölbten Schädels dessen Länge überragt; das Foramen magnum liegt nach hinten gekehrt im abgeflachten Occipitale. Einzig bei ihm kommen Muskelkämme zu mäßiger Entwicklung. Bei den übrigen Cebidae ist umgekehrt der gestreckte, glatte Schädel in seinem occipitalen Teil so stark verlängert, daß das Foramen magnum nach vorn verschoben in der Basis cranii liegt. Bezüglich der Weite der Schädelhöhle läßt sich eine Stufenleiter wahrnehmen, an deren Basis Callicebus (Callithrix) und Aotus (Nyctipithecus) steht. Beide sind auch in mancher anderen Hinsicht primitivere Formen; so ist bei ihnen der Abschluß der Orbita gegenüber der Temporalgrube durch Vereinigung von Frontale, Jugale und Alisphenoid am wenigsten vollständig. Die nächste Stufe nehmen Pithecia mit Cacajao (Brachyurus) und Chiropotes ein, darauf Alouatta (Mycetes) und endlich die Cebinae. Der Gesichtsschädel ist meist wenig vorspringend. Bei stärkerer Ausbildung der Schnauze, wie beim erwachsenen Alouatta (Mycetes), nimmt das Ausmaß des Lacrymale, dem ein facialer Teil fast stets fehlt, zu, so daß es das Frontale und Maxillare am orbitalen Rande trennt und seinerseits mit dem Nasale eine Verbindung eingeht, die gewöhnlich unterbrochen ist durch eine fronto-maxillare Verbindung. Auch das Jugale ist von der Verbindung mit dem Lacrymale ausgeschlossen, indem der ventrale Rand der Orbita durch das Maxillare gebildet wird. Im stärker ausgebildeten Zustand des Lacrymale von Alouatta wird es auch vom Foramen lacrymale durchbohrt, das sonst, zwischen Maxillare und Lacrymale gelegen, vor letzterem am Orbitalrand liegt. Bei einzelnen Arten (Brachyteles, Lagothrix) sind die Nasalia und Intermaxillaria in ausgedehnter Verbindung. Regel ist, daß, wie bei den Hapalidae, die großen Parietalia mit ihrem vorderen Ende über die gering entwickelten Alisphenoidea hinweggehen und sich mit der Orbitalplatte des Jochbeins verbinden. Auf S. 767 wurde aber bereits erörtert, daß hierin kein durchgreifendes Merkmal der Cebidae liegt, eher noch in dem ebendort besprochenen Foramen zygomatico-orbitale (For. zygomatico-temporale). Pterygoid und Processus pterygoideus alisphenoidei sind, wie Winge (1895) nachwies, bei Cebus und Saimiris getrennt, so daß eine Fossa ectopterygoidea vorhanden ist, die bei anderen Cebidae, namentlich aber bei Alouattinae, durch Verschmelzung der beiden Knochenblätter nicht zur Ausbildung kommt. Wie bei Hapalidae bleibt das Tympanicum in der Hauptsache ringförmig, so daß ein knöcherner äußerer Gehörgang fast vollständig fehlt; auch beteiligt es sich nur geringfügig an der Umwandung der Trommelhöhle, die durch das Petrosum geschieht und als unbedeutend aufgeblähte Bulla ossea erscheint.

Die Nase ist breit, die Nasenlöcher meist durch ein breites Septum getrennt und nach außen gerichtet. Bei Aotus, Alouatta und Brachyteles liegen aber die Nasenlöcher weit weniger lateral (s. S. 774). An Stelle des „platyrrhinen" Zustandes ist eine Annäherung der Nasenlöcher eingetreten durch Verschmälerung des internasalen Septums, was Pocock (1920) „stenorhin" nannte. Auch im Bau des peripheren Geruchsorgans dokumentiert sich Übereinstimmung mit den Hapalidae. Die Siebplatte ist kurz, schmal, annähernd horizontal; an ihr beginnen — im Gegensatz zu den Altwelt-Affen — die Ethmoturbinalia völlig gesondert [Seydel].

Drei derselben können noch auftreten. Von einfachem Bau ist auch das Nasoturbinale, das niemals einen Hohlraum enthält. Das Maxilloturbinale ist klein und doppelt eingerollt. Allgemein tritt ein Sinus maxillaris auf. Weitere pneumatische Nebenräume der Nasenhöhle liegen im Frontale und im Präsphenoid; letztere dehnen sich bei Alouatta (Mycetes) in die Scheidewand zwischen Orbita und Nasenhöhle aus.

Die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel bewegt sich zwischen 18 und 22, indem sie bei Saimiris und Aotus (Nyctipithecus) auf 20—22 vermehrt ist. Winge hat darauf hingewiesen, daß die Cebinae sich durch kurze Lendenwirbel gegenüber den Alouattinae (Mycetinae) auszeichnen. Unter letzteren hat sich dann Alouatta vom ursprünglichen Zustand der schmalen, nach hinten gerichteten Processus spinosi entfernt, indem sie bei ihm mehr senkrechte Kämme darstellen. Der primitivere Zustand der Cebidae äußert sich auch darin, daß von 13—15 Rippen häufig nicht weniger als 10 (Ateles, Cebus) sternale sein können. Die Zahl der Kreuzwirbel ist meist 3, die der Schwanzwirbel steigt bis auf 34 (Ateles), ist aber bei Brachyurus noch 15—20; die auffällige Kürze des Schwanzes dieser Tiere wird eben erreicht durch Verkürzung der Schwanzwirbel.

Fig. 546. Saimiris (Chrysothrix) sciureus. $^1/_1$ nat. Gr. *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *m* Maxillare; *n* Nasale; *P* Parietale.

Bei Cebidae ist die Incisura scapulae knöchern überbrückt zu einem Foramen coracoscapulare (I, S. 123); die Clavicula ist bogenförmig; dem Humerus fehlt nur bei Alouatta und Ateles ein Foramen entepicondyloideum. Der Carpus hat ein Centrale, und der Daumen 2 Phalangen, mit Ausnahme von Brachyteles, wo individuell noch ein Nagel auftreten kann auf dem eingliederigen Daumen, während bei Ateles der Daumen meist nur eine Phalange als kleines Knötchen hat, das vollständig unter dem allgemeinen Integument verborgen sein kann, so daß der Daumen, der nie mehr einen Nagel trägt, äußerlich nicht sichtbar ist. Trotzdem fehlt nach Huxley von den Daumenmuskeln nur der Musc. flexor longus. Ateles umfaßt auch die einzigen Neuwelt-Affen, bei denen, trotz der allgemeinen Verlängerung der Extremitäten, die vorderen an Länge die hinteren übertreffen. Gegenüber der Mehrzahl der Altwelt-Affen sind die Tubera ischii zwar nach außen gekehrt, aber klein und glatt.

Das Gehirn ist im allgemeinen ärmer an Windungen als bei den Altwelt-Affen, namentlich bei den kleinsten Vertretern, bei denen es windungslos werden kann; im übrigen schließt es sich diesen an. Oben wurde bereits angemerkt, daß eine Art Stufenleiter in seiner Größenzunahme bemerkbar sei, die mit Aotus (Nyctipithecus) anhebt, durch die übrigen ansteigt bis zu Alouatta und dann weiter zu den Cebinae führt. Dies betrifft namentlich die Occipitalregion der Großhirnhemisphären, die in verschiedener Ausdehnung das Cerebellum unbedeckt lassen, während es bei den Cebinae bedeckt ist, bei Saimiris selbst ausgedehnter als bei irgendeinem anderen Säuger. Diese kleinen südamerikanischen Affen sind infolge des geringen Körpergewichts, das aber begleitet ist von einem verhältnismäßig hohen

Hirngewicht, zusammen mit den Hapalidae die einzigen Säugetiere, welche durch ihr relatives Hirngewicht den Menschen übertreffen (I, S. 152). Nehmen wir letzteres als $^1/_{35}$ an, so wird es übertroffen, z. B. durch:

Saimiris sciureus	Körpergewicht	395	g	Hirngewicht	23,4	Verhältnis	1 : 17
Pithecia monacha	„	537,7	„	„	28,2	„	1 : 19
Pithecia pithecia	„	455	„	„	22	„	1 : 20
Cebus capucinus	„	1290	„	„	69,5	„	1 : 18,5
Ateles ater	„	1845	„	„	126	„	1 : 15
Ateles paniscus	„	1800	„	„	98	„	1 : 18

Das Gebiß hat die Formel $I\frac{1\ 2}{1.\ 2}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{2.\ 3.\ 4}{2\ 3.\ 4}\ M\frac{1.\ 2.\ 3}{1.\ 2.\ 3} = 36$ oder in Winges Schreibweise mit Beachtung des Milchgebisses $\frac{1\ 2.\ 1.\ 2\ 3\ 4}{1\ 2.\ 1.\ 2\ 3\ 4}\ \frac{---}{1\ 2.\ 1.\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7}$. Es unterscheidet sich somit vom Gebiß der Hapalidae durch den Besitz eines dritten Molaren (M_3); von dem der Altwelt-Affen durch den Besitz von drei Prämolaren, indem P_2 noch vorhanden ist. Bei den Pithecinae weichen die verlängerten unteren Incisivi ab durch eine mehr horizontale Stellung wie bei Hapalidae und Lemuroidea. Regel ist, daß die Canini verhältnismäßig klein sind, bei Pithecinae die unteren divergierend nach außen gerichtet und durch ein Diastem von den I getrennt. Ursprünglich waren die Molaren fünfspitzig, aber nur bei Alouatta erhält sich noch unten die vordere innere Spitze, die aber sonst undeutlich wird oder schwindet, so daß die M vier Höcker haben, die bei dem insectivoren Aotus (Nyctipithecus) scharf sind. Bei anderen Arten können die oberen eine schräge Leiste besitzen, welche den vorderen inneren mit dem äußeren hinteren Höcker verbindet. Die Cebidae sind frugivor und insectivor, verschmähen aber teilweise ebensowenig Eier oder junge Vögel, während Alouatta mehr der Blattnahrung zugetan zu sein scheint. Backentaschen fehlen durchaus. Der Magen ist einfach, mehr oder weniger retortenförmig. Am Darm fällt auf, daß bei Aotus, ebenso wie bei Hapalidae, das Colon so lang ist, daß es ungefähr die Hälfte der ganzen Darmlänge einnimmt. Bei den übrigen Cebidae ist es absolut kürzer, auch relativ im Verhältnis zur Länge des Dünndarms, der dann ungefähr 5 bis 7 mal die Länge des Dickdarms übertrifft. Letzterer hat Haustra, die aber häufig, so bei Cebus, undeutlich werden. Ein Coecum ist stets vorhanden, hakig gebogen und fast mit gleichbleibendem Lumen. Nach van Loghem hat es aber bei Ateles die kurz konische Form des Coecums der Catarrhina.

Im Anschluß an die Bemerkungen über den Kehlkopf der Affen auf S. 779, woselbst auch der ganz für sich stehende Kehlsack von Ateles erwähnt wurde, sei hier ausführlicher des berühmten Brüllapparates von Alouatta (Mycetes) gedacht. Dieser Kehlsack, der sich oberhalb des ungewöhnlich großen Thyreoidknorpels ausstülpt, wird von dem enormen, kugelig aufgeblasenen Körper des Hyoid umschlossen. Der Umfang dieses Resonanzapparates, der seitlich von den ungeheuer ausgedehnten Winkeln und aufsteigenden Ästen des Unterkiefers umfaßt wird, ist so groß, daß das Manubrium sterni gespalten ist und seine Hälften voneinander entfernt liegen (I, Fig. 238). Rechts hat die Lunge gewöhnlich vier, links zwei oder drei Lappen. Der Thorax ist kielförmig geblieben (I, S. 315).

Es wurde bereits hervorgehoben, daß die Clitoris undurchbohrt ist, aber durch Größe sich auszeichnen und dem Penis pendulus des Männchens ähneln kann; ein Os priapi soll nur bei Cebus vorkommen. Es wird nur ein Junges geboren.

Diagnose. Die Cebidae sind südamerikanische, den Platyrrhina sich unterordnende Affen mit der Gebißformel: $I\frac{1-2}{1-2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2-3}{2-3}\frac{3-4}{3-4}$ $M\frac{1-2}{1-2}\frac{2-3}{2-3}\frac{3}{3}$; Molaren mehr oder weniger quadrituberkulär, ausnahmsweise sind die unteren Incisivi niederliegend und nach vorn gerichtet. Humerus meist mit Foramen entepicondyloideum; Carpus mit Centrale; Pollex, wenn vorhanden, meist kurz, nicht opponierbar; Hallux meist groß, weit spreizbar. Alle Nagelphalangen mit Plattnägeln, die aber zuweilen seitlich stark komprimierte Kuppennägel sind. Schwanz häufig ein Greifschwanz. Orbitalplatte wird vorwiegend durch Jugale gebildet; es herrscht eine zygomatico-parietale Naht vor. Lacrymale trennt häufig durch starke Ausbildung das Frontale und Maxillare; Foramen zygomatico-temporale meist groß. Tympanicum bleibt fast ringförmig, so daß ein knöcherner äußerer Gehörgang beinahe fehlt. Nasenlöcher meist durch eine breite Scheidewand getrennt, nach außen gerichtet. Niemals gehen von den Morgagnischen Ventrikeln Laryngealsäcke aus. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen. Werfen nur ein Junges.

Geographische Verbreitung. Die Cebidae bewohnen die Waldgebiete der Neuen Welt vom Süden Mexikos bis ungefähr zum 30.° südl. Br. Auf der Westseite der Anden fehlen Affen. Am weitesten südwärts längs der Ostküste Süd-Amerikas, fast bis Uruguay, geht Alouatta caraya (nigra). Ungefähr ebensoweit reicht Cebus niger. Nordwärts dringt Alouatta villosa bis Guatamala und Honduras vor. Alle übrigen erstrecken sich höchstens bis Nicaragua, die Hauptmasse der Formen bewohnt aber Brasilien und die Guyanas. Daß sie aus diesem Gebiete, namentlich aus den Küstengegenden und Ufergebieten der großen Flüsse bekannt sind, ist eine Folge der Untersuchungen, denen gerade diese Gegenden der Art der Sache nach in erster Linie unterzogen wurden. Eigentümlichkeiten in der Verbreitung mancher Arten, z. B. solcher des Genus Pithecia, sind daher vielleicht nur Folge unserer beschränkten derzeitigen Kenntnis der Verbreitung. Wie sich dieselbe im Jahre 1898 ausnahm, hat M. Meerwarth kartographisch dargestellt.

Taxonomie.

Will man die Cebidae nicht auf Grund äußerlicher Merkmale, z. B. je nachdem ob der Schwanz ein Greifschwanz ist oder nicht, nach Merkmalen also, die sich wiederholt aus einer gemeinschaftlichen Grundlage entwickelt haben können, in kleinere Gruppen verteilen, sondern will man vielmehr auf tiefer gehende Unterschiede der Organisation sich berufen, so stößt man auf bedeutende Schwierigkeiten. Sie sind dadurch begründet, daß in mancherlei Hinsicht die Organisation dieser Affen nicht genügend bekannt ist, namentlich nicht, wenn es gilt den gegenseitigen Zusammenhang der Formen klarzulegen.

Auf der niedersten Stufe stehen die Aotinae (Nyctipithecinae). Ihnen schließen sich einerseits die Mycetinae, andererseits die Pithecinae an. Letztere verraten aber auch Beziehungen zu den Cebinae, denen man gewöhnlich das Genus Ateles und nächste Verwandte zurechnet. Mit einer genealogischen Anordnung der verschiedenen Gruppen hat sich namentlich H. Winge beschäftigt, während Dahlbom (1857) osteologische Merkmale zu-

sammenstellte. Neuerdings hat Pocock (1920, 1925) wertvolle taxonomische Beiträge geliefert. Für die Kenntnisse der Arten sei namentlich auf Schlegels Monographie und auf die spätere Zusammenstellung von Meerwarth verwiesen.

1. Unterfamilie: **Aotinae** (Nyctipithecinae). Katzenähnliche, wollig oder buschig behaarte Affen mit konisch abgestumpfter Schnauze; ohne Greifschwanz; mit gut entwickeltem Daumen. Processus spinosi der langen Lendenwirbel spitz, dreieckig, nach hinten gerichtet. Hintere Partie des Unterkiefers hoch. Laryngealsäcke fehlen. Der Dünndarm übertrifft ungefähr nur um die Hälfte die Länge des Colon, das nur im aufsteigenden Stück Haustra und drei Taeniae hat. Coecum lang, nach dem hakig gebogenen Ende zu sich verengernd. Gehirn klein, der Schädel daher in seinem occipitalen Teil nicht verlängert. Aotus Humb. (Nyctipithecus Spix): Orbitae auffällig groß, seitlich gerichtet, Septum narium schmal, die Nasenlöcher daher weniger lateral gerichtet (stenorhin). Erinnert durch seine großen Augen, kleinen Ohren, verborgen im dichten wolligen Pelz, und durch die, unter Affen einzig dastehende nächtliche Lebensweise an manche Lemuroidea. Schwanz lang, buschig, wird kaum zum Greifen benutzt. Nährt sich von Früchten und kleinem Getier. Incisivi stehen vertikal, die Canini gleichen den äußeren I. Molaren vierhöckerig. Verschieden zahlreiche Arten werden von den Autoren angenommen. Von diesen kommt *A. rufipes* Scl. in Mittel-Amerika vor. Von den übrigen hat *A. trivirgatus* Humb. die größte Ausbreitung; er ähnelt *A. azarae* Humb. durch den Besitz eines schwarzen Fleckes zwischen zwei supraokularen weißen Flecken.

Callicebus Thos. (Callithrix E. Geoffr.) entfernt sich von Aotus durch nur mittelgroße, mehr nach vorn gerichtete Augen, die nicht strahlig von verlängerten Haaren umgeben werden; durch ein breites Septum narium, durch prominierende Schnauze. Pocock erhebt dieses Genus zur Fam. *Callicebinae*. Es sind buntgefärbte, durch Schlankheit von Körper und Gliedmaßen und laute Stimme ausgezeichnete Affen, deren Arten in ihrer Verbreitung namentlich dem Amazonenfluß bis Columbia, Peru und Bolivia folgen, aber durch Arten wie *C. personatus* E. Geoffr., *nigrifrons* Spix, *moloch* Hoffmannsegg auch bis an die Ostküste Süd-Amerikas reichen.

2. Unterfamilie: **Pithecinae**. Haben wie die vorige Unterfamilie keinen Greifschwanz, die hintere Portion des Unterkiefers und dessen Winkel ist hoch, obwohl Laryngealsäcke fehlen, auch gleicht das Coecum dem von Callicebus. Die Augen sind aber normal; die gewundenen Hemisphären bedecken das Cerebellum, Hirnschädel infolgedessen einigermaßen verlängert. Von allen Cebidae unterscheiden sie sich sofort durch die stark nach vorn geneigte Stellung der Incisivi, von denen die unteren gleichlang, aber schmal und durch ein weites Diastem von den großen divergierenden C getrennt sind. Unter den drei Genera, die früher auch wohl als Subgenera von Pithecia vereinigt wurden, umfaßt Cacajao Less. (Brachyurus Spix) die robusten Arten; unter allen Neuwelt-Affen ausgezeichnet durch die Kürze des Schwanzes, der nur Schenkellänge erreicht, mit buschigem Ende. Scheitelhaare kurz, glatt. Frontalschädel gewölbt; Frontalia reichen mit fast rechtem Winkel zwischen die Parietalia. Bei Pithecia E. Geoffr. ist der Schwanz länger als der Körper, das Schädeldach niedrig; die Frontalia reichen, stark zugespitzt, weiter zwischen die Parietalia bis zur Vertikalen durch die Ohröffnung. Haare lang und einiger-

maßen gedreht; mäßiger Backenbart vorhanden. Da die Jungen und die beiden erwachsenen Geschlechter verschiedenfarbiges Haarkleid tragen, so sind die beiden Arten *P. pithecia* (L.) und *monacha* Humb. reich an Synonyma. Als Chiropotes Less., ein Name, der darauf deutet, daß die Vertreter aus der hohlen Hand trinken sollen, was übrigens auch von Ateles und den Gibbons behauptet wird, werden diejenigen Arten vereinigt, deren Schädel dem von Cacajao gleicht; der Schwanz ist ungefähr von Körperlänge und ebenso wie der übrige Körper normal behaart. Der Kopf aber hat eine Art gescheitelter hoher Perücke. Deren lange, dichte Haare strahlen bei *Ch. chiropotes* (Humb.), aus den Guyanas, vom Hinterhaupte aus; auch hat das alte Männchen einen gewaltigen Backen- und Kinnbart. Dieser ist kleiner beim bekannten *Ch. satanas* Hoffmannsegg von Para, dessen Scheitelhaare von der Mitte des Vertex ausstrahlen. Beide von der Größe eines kleinen Hundes.

3. Unterfamilie: **Alouattinae** (Mycetinae). Die größten amerikanischen Affen, die nur selten die Bäume verlassen, mit untersetztem, kräftigem Körper, von der Größe eines starken Hundes. Der mehr als körperlange Greifschwanz hat an seiner Unterseite die Endspitze nackt. Daumen gut entwickelt. Lendenwirbel kurz, mit senkrechten, konischen Dornfortsätzen. Gesichtsschädel gestreckt; Occipitalschuppe senkrecht, entsprechend der Kürze der Großhirnhemisphären, die das Cerebellum kaum überdecken. Ramus des Unterkiefers auffallend breit und hoch im Zusammenhang mit der Ausbildung der enormen Laryngealsäcke (Bd. I, S. 309), wodurch der Körper des Hyoids zu einer großen Knochenblase aufgetrieben ist und das Thyreoid enorme Größe erreicht. Durch diesen Resonanzapparat bringen die Tiere kilometerweit vernehmbare Laute hervor, die sie in verschiedener Modulation im Chor ausstoßen. Die großen Molaren, von denen oben und unten der letzte abgeplattet ist, ebenso wie der komplizierte Magen, weisen auf Blattnahrung. Übrigens haben die M teilweise die ursprünglich fünfhöckerige Kaufläche bewahrt. Die I stehen unten vertikal, die C sind groß.

Die Brüllaffen gehören dem einzigen Genus Alouatta Lac. (Mycetes Illig., Stentor E. Geoffr.) an, dessen Arten, in Herden lebend, von Uruguay bis Costa-Rica sich ausdehnen, wobei aber jede Art ein begrenztes Wohngebiet hat. Ihre Bestimmung wird erschwert durch die juvenilen und sexuellen Farbenunterschiede. So ist bei *A. caraya* Humb. aus Brasilien das alte Männchen gleichmäßig schwarz (*A. niger* Kuhl), das Weibchen und die Jungen bräunlich bis gelblich. *A. seniculus* (L.), aus den Guyanas und von Venezuela, in beiden Geschlechtern rotbraun mit hellerem Rücken und Flanken ist die bekannteste Art.

Die übrigen südamerikanischen Affen charakterisieren sich durch ein großes Gehirn, dessen langgestreckte Hemisphären das Cerebellum überdecken und bei den größeren Formen gewunden sind. Der Hirnschädel ist dementsprechend gestreckt. Die Lendenwirbel sind kurz, mit senkrechten, kammförmigen Processus spinosi. Hyoid und Ramus des Unterkiefers normal. Colon $^1/_5$ bis $^1/_7$ der Länge des Dünndarms. Incisivi vertikal. Canini überragen in verschiedenem Grade die übrigen Zähne. Sie lassen sich in zwei Formenkreise verteilen, denen wir mit Pocock den Wert von Unterfamilien zuerkennen.

4. Unterfamilie: **Cebinae**. Eine Fossa ectopterygoidea vorhanden; Greifschwanz rundum behaart, nur bei C. capucinus mit endständiger Tastfläche; Daumen gut entwickelt; Extremitäten mittellang, die vorderen übertreffen die hinteren nicht an Länge, wohl aber die Füße die Hände; Nagelphalangen mit abgeflachten Kuppennägeln bedeckt. Haustra und Taenia fehlen dem Colon fast vollständig. Das Coecum mit gleichbleibendem Lumen ist hakig gebogen. Foramen entepicondyloideum vorhanden. Cebus Erxl., wegen einer Kapuze auf dem Scheitel Kapuziner-Affen genannt, ist eins der an Arten reichsten Geschlechter der Cebidae, deren variable Färbung Anlaß zu reicher Synonymie gab. Es sind robuste, glatthaarige Affen, deren Schwanz sich spiralig um Äste rollen kann, daher Rollschwanz-Affen genannt. Von den konischen Canini reichen die oberen bis außerhalb der Lippen. Die M haben eine stumpfhöckerige Kaufläche. Zu den häufigeren Bewohnern unserer Tiergärten gehören *C. capucinus* L. mit schwarzer Kapuze auf dem Scheitel gegenüber dem Gelbbraun der Umgebung. Er ist der nördlichste Vertreter, da er von Nicaragua bis Columbia und den Guyanas reicht, in letzteren zusammen mit *C. apella* Kuhl, als einzige Cebus-Arten, die übrigens bis Süd-Brasilien gehen.

Von Cebus unterscheidet sich Saimiris Is. Geoffr. (Chrysothrix Wagn.) sofort durch die geringe Größe des zarten Körpers, der nur die Größe eines Eichhörnchens erreicht, ferner durch den Schwanz, der kaum zum Greifen gebraucht wird. Auch sind die Canini klein, die Backenzähne klein, aber scharfspitzig und die Nasenhöhle derart zwischen den Orbitae zusammengedrückt, daß deren Scheidewand zum Teil membranös ist [Dahlbom]. Unrichtigerweise wird Saimiris gewöhnlich den Aotinae (Nyctipithecinae) angereiht; von diesen unterscheidet das Genus sich leicht, schon durch die Verlängerung des occipitalen Schädels infolge der Ausdehnung der Occipitallappen der Großhirnhemisphären, die mehr noch als bei Cebus das Cerebellum nach hinten überragen. Von den etwa vier Arten fällt der zwischen dem 10° nördl. und südl. Br. vorkommende *S. sciureus* L. in Tiergärten sofort auf durch die eigentümliche Zeichnung seines Gesichts, die ihm zum Namen Totenkopf-Äffchen verhalf.

5. Unterfamilie: **Atelinae**. Fossa ectopterygoidea fehlt; ein echter Greifschwanz, an der Unterseite seines Endes mit nacktem Tastflecken. Der Daumen, falls er nicht fehlt, ist dem 2. Finger so sehr genähert, daß beide zusammen wirken. Die Nagelphalangen tragen seitlich zusammengedrückte, mehr oder wenig zugeschärfte Nägel. Die Extremitäten sind lang und die vorderen übertreffen die hinteren in Länge; auch die Hände die Füße. Foramen entepicondyloideum fehlt. Das Colon hat große Haustra und deutlich drei Tänien, das Coecum ist katarrhinenartig [van Loghem], indem es einen kurzen konischen Blindsack bildet. Von den drei Genera ist Ateles E. Geoffr. ohne Daumen, mit weniger verschmälerten Nägeln, langstruppigem Haar, kahlem Kinn und Kehle, das bekannteste. Die etwa 12 Arten vertreten gewissermaßen die Hylobatidae in der Neuen Welt, da sie durchaus an das Baumleben angepaßt sind durch den vollkommenen Greifschwanz und die langen Vorderextremitäten. Fast alle haben die Kopfhaare nach vorn gerichtet, mit Ausnahme der Stirnhaare, die das Gegenteil tun, wodurch eine Art „Diadem" entsteht. Dieses ist schwarz wie der übrige Körper bei *A. paniscus* E. Geoffr. mit fleischfarbenem und bei *A. ater* F. Cuv. mit schwarzem Gesicht. Ersterer aus Guyana und Brasilien, letzterer aus

Ecuador und Peru. *A. pentadactylus* E. Geoffr. ist nur eine Varietät mit rudimentärem Daumen. Ein hellfarbiges bis weißes Diadem haben Arten wie *A. marginatus* E. Geoffr. u. a. Das Genus Brachyteles Spix (Eriodes E. Geoffr.), mit rudimentärem Daumen und wolligem Haar, ist so nahe verwandt, daß es häufig mit dem vorigen Genus vereinigt wird. Weniger aberrant ist Lagothrix E. Geoffr., indem hier der Daumen noch vollständig, der Greifschwanz weniger vollkommen, die Vorderextremität kürzer ist. Auch sind die Backenzähne noch größer und der Körper robuster. Er hat ein wolliges Haarkleid, das Kinn und Kehle bekleidet. Die drei Arten von Lagothrix sind aus dem Stromgebiet des Amazonas, von Columbia und Peru bekannt.

Eine zweifelhafte Stellung unter den Cebidae nimmt zur Zeit das Genus Callimico Ribeiro ein, mit der einzigen Art *C. goeldii* Thos. aus dem Amazonengebiet. Es hat Schädel und Gebiß der Cebidae. Sein Äußeres und der Bau von Hand und Fuß gleichen aber denen der Hapalidae. Pocock hält es denn auch für einen primitiven Hapaliden, die er demgemäß in die Unterfamilie der *Hapalinae* und *Callimiconinae* verteilt. Wir nehmen es wegen Schädel und Gebiß unter die Cebidae auf; die von diesen abweichende Struktur von Hand und Fuß sowie der „Krallen" der Hapalidae erkannten wir bereits auf S. 785 als eine sekundäre Differenzierung aus dem Zustand der Cebiden.

Vorgeschichte der Platyrrhina.

(Von Prof. **O. Abel.**)

Im Tertiär Patagoniens (Miocän: Santa Cruz Beds) sind verschiedene Reste kleiner Säugetiere gefunden worden, in denen F. Ameghino Primaten zu erkennen glaubte, und sie unter verschiedenen Namen beschrieb. Von allen Formen ist nach neuerer kritischer Bearbeitung, die wir insbesondere Bluntschli danken, der die sämtlichen Funde eingehend untersuchte, nichts anderes mehr übrig geblieben als Homunculus patagonicus Amegh., der ohne Bedenken der Unterfamilie Nyctipithecinae eingereiht werden darf. Nach der von Bluntschli durchgeführten Zusammensetzung des Unterkiefers aus vielen Bruchstücken ergab sich die weitgehende Übereinstimmung desselben mit dem der Gattung Aotus (Nyctipithecus). Der Gesichtsschädel hat dagegen mehr Ähnlichkeit mit dem von Callicebus (Callithrix), und die Gliedmaßenknochen stimmen in ihrer Form gleichfalls mit den genannten Gattungen überein. Bluntschli tritt (1923) für engere Beziehungen zwischen den Platyrrhinen und den madagassischen Lemuren ein, als dies von anderen Autoren angenommen wird. Für andere tertiäre Funde Ameghinos (+ Homocentrus, + Eudiastatus) aus den Santa Cruz Beds ist nach Bluntschli die Primatennatur mit Bestimmtheit auszuschließen, während sie für andere (+ Anthropops, + Pitheculus) vielleicht möglich, aber einstweilen mit Rücksicht auf die sehr fragmentäre Erhaltung der Reste nicht erweisbar ist. Die früher als Affen beschriebenen „Gattungen" + Pitheculites, + Homunculites und + Clemialites möchte Bluntschli für Reste von Marsupialiern ansprechen. So ist also bis heute nur sehr wenig über die Vorgeschichte der Platyrrhinen bekannt, da ja die späteren Formen, wie die aus dem Plistocän Brasiliens, soweit mit den recenten überein-

stimmen, daß es möglich war, sie mit den recenten Gattungen Mycetes, Callithrix, Eriodes und Cebus zu identifizieren.

Gehen wir in das Alttertiär Nord-Amerikas zurück, so begegnet uns in +Notharctus eine Gattung, die den Anforderungen ziemlich gut entspricht, die wir an Ahnenformen der Platyrrhinen stellen müssen. Gregory tritt (1920) dafür ein, daß die Ahnen der Platyrrhinen in den Notharctiden zu suchen sind. Vielleicht ist in einer Form, ähnlich dem +Aphanolemur aus dem Eocän Nord-Amerikas mit ziemlich geräumigem Hirnhöhlenraum, eine der Abzweigungsstelle der Platyrrhinen sehr nahe stehende Gattung zu erblicken, ähnlich wie die Tarsioidea auch in gewissen engeren verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Platyrrhinen zu stehen scheinen. Für diese Beurteilung ist besonders die Form der Inzisiven und Caninen von Wichtigkeit.

II. Überfamilie: **Catarrhina.**

(Simiae catarrhinae.)

In der vorabgehenden Einleitung zu den Anthropoidea und deren Bau wurde bereits ausführlich der Merkmale gedacht, die in den zwei großen Abteilungen derselben in verschiedener Weise zur Ausbildung kommen. Auf diese sei also hingewiesen.

Auf S. 784 wurden dann in tabellarischer Form die Merkmale genannt, durch welche sich die Platyrrhina von den Catarrhina auffälliger unterscheiden. Übersichtlich möge daher hier nur der wichtigsten Eigenschaften der letzteren Erwähnung geschehen.

Die Altwelt- oder Ost-Affen zeichnen sich gegenüber den Neuwelt- oder West-Affen durch im allgemeinen erheblichere Größe und einen robusteren Körper aus. Der Schwanz hat sehr verschiedene Länge, er kann selbst auf einen Stummel reduziert sein, ist aber niemals ein Greifschwanz. Auch das Haarkleid ist im allgemeinen schlichter, obwohl eine Mähne (Papio hamadryas), lange Flankenhaare (Colobus), Schnurr- und Backenbärte, aber bescheidener als z. B. bei Alouatta, ausnahmsweise auch dichtes, wolliges Haarkleid unter dem Einflusse niedriger Temperatur (Macacus lasiotis und arctoides) usw. vorkommen können.

Stets ist der Daumen opponierbar und nur bei Colobus rudimentär. Die gleichfalls opponierbare große Zehe ist stets kürzer als die übrigen Zehen. Alle Nagelphalangen tragen Plattnägel, die stets über das Fingerende prominieren und häufig die Form von Kuppennägeln haben. Gesäßschwielen fehlen nur den Anthropomorphen. Vielfach treten am Schädel Knochenleisten auf als sagittale, occipitale und maxillare Kämme; hiermit steht in kausalem Zusammenhang Ausbildung der Kaumuskulatur und in Verbindung damit Größe der Eckzähne, Schwere des Unterkiefers usw. Die Orbitae sind nach vorn gerichtet; niemals liegt das Lacrymale außerhalb derselben, es hat höchstens einen kleinen facialen Teil; das Foramen lacrymale liegt zwischen ihm und dem Maxillare und durchbohrt nur bei Verlängerung des Gesichtsschädels das Lacrymale (S. 767). Da an der Bildung der Orbitalplatte das Frontale und Alisphenoid vorherrschend sich beteiligen, das Jugale aber zurücktritt, so erreicht letzteres das Parietale in der Regel nicht mehr, um so weniger als auch das Parietale sich nicht mehr so weit nach vorn ausdehnt (S. 767). Auch ist das die Orbitalplatte durchbohrende Foramen zygomatico-orbitale äußerst klein. Das Tympanicum erstreckt

sich nach außen von dem Trommelfell zur Bildung eines verhältnismäßig langen, knöchernen, rinnenförmigen äußeren Gehörganges, der nur bei Gorilla fast geschlossen ist, sonst aber durch das Squamosum zu einer Röhre vervollständigt wird. Unrichtig wäre es, die Bulla auditiva als fehlend zu bezeichnen. Sie ist gegenüber den Cebidae bei den Cercopithecidae nur geringer aufgebläht und erst bei den Anthropomorphae eine ganz abgeflachte Trommelhöhle, an deren Umwandung Petrosum und Tympanicum sich beteiligt (S. 769). Nur bei Anthropomorphae liegt das Foramen ovale ganz im Alisphenoid, auch ist bei ihnen das Foramen lacerum anterius (medium) wenigstens noch durch einen schmalen Spalt vertreten, bei den übrigen Affen aber durch das Petrosum geschlossen. Das Foramen caroticum nimmt bei den höheren Affen, entsprechend der Zunahme des Gehirns, im Umfang zu. Die Extremitätenknochen erfreuen sich stets guter Ausbildung, entsprechend der vielseitigen Leistungen, die von denselben beim Klettern gefordert werden, namentlich auch von den vorderen, die außerdem wichtige Greiforgane bei der Nahrungsaufnahme sind; ihr Bau kam auf S. 770 zur Sprache. Die großen Hemisphären, die stets gefurcht sind, überdecken das Cerebellum vollständig, überragen es aber nicht in dem Maße wie bei manchen Cebidae. Die Nasenscheidewand ist schmal, und die Nasenlöcher sehen nach abwärts. Die Ethmoturbinalia sind an ihrem Ursprung vereinigt. Das Gebiß $I^{12}_{12}\ C^{1}_{1}\ P^{34}_{34}\ M^{123}_{123}$ wird vollständig gewechselt, und zwar so, daß die C lange vor M_3 durchbrechen, auch vor den P ihrer Reihe. Die Reihenfolge des Durchbruches im Unterkiefer gibt im allgemeinen die folgende Formel durch römische Zahl unter den Zahninitialen an:

I_1	I_2	C	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
II	III	V	VI	VII	I	IV	VIII

Wie auf S. 776 ausführlich behandelt wurde, unterscheidet sich das Gebiß durch 3 Molaren von dem der Hapalidae und durch nur 2 Prämolaren von dem aller Neuwelt-Affen. Die vierseitigen Molaren, mit Neigung zu geringer Verlängerung von hinten nach vorn, hatten ursprünglich ein quadrituberkuläres Muster mit 4 konischen Haupthöckern. Bei den recenten Arten haben sie mehr oder weniger stumpfe Höcker, und zwar bei den Cercopithecidae ein ungefähr gleich starkes vorderes und hinteres Paar Höcker, die je durch einen Querkamm verbunden sind; es sind also bilophodonte Zähne. Mit Ausnahme von Cercopithecus hat der hinterste untere M noch eine fünfte Spitze (Hypoconulid) am Hinterrande, ist also quinquetuberkulär. Umgekehrt kann an dem oberen M der Hylobatidae, Anthropomorphae und des Menschen von den 4 Höckern der hintere innere fehlen, jedenfalls ist er der schwächste; die unteren sind quinquetuberkulär. Die Emailbedeckung der Molaren ist bei den Anthropomorphae gerunzelt. Von den — phylogenetisch gesprochen — anfänglich gleichartigen, einfachen I mit Cingulum werden weiterhin die zentralen breiter, ausgesprochen meißelförmig. Die ursprünglich kleinen C vergrößern sich und können sich oben sekundär, namentlich auch bei sekundärer Verlängerung des Schnauzenteils des Schädels und hauptsächlich beim Männchen, zu Hauern ausbilden und als Bewaffnung dienen. Die P sind mehr oder weniger bicuspid.

Abgesehen von den Semnopithecidae, ist bei den Catarrhina der Magen einfach. Das Colon ascendens wird durch ein Mesoduodenum getragen; das Colon descendens bildet eine Flexura sigmoidea; das Coecum

ist ein einfacher Kegel, der bei Hylobatidae und Anthropomorphae in einen Processus vermicularis übergeht.

In der Tabelle auf S. 784 verteilten wir die Catarrhina in die drei Familien der Cercopithecidae, Hylobatidae und Anthropomorphae, die zwar eng zusammenhängen, namentlich die beiden letztgenannten, sich aber doch bereits vor langer Zeit getrennt haben. Auf der niedersten Stufe stehen die Cercopithecidae, aus deren Stamm ursprünglich die Hylobatidae und Anthropomorphae hervorgingen. In mancher Beziehung stehen die Hylobatidae zwischen den Cercopithecidae und Anthropomorphae, bilden aber keine einfache Brücke zwischen ihnen. Denn einerseits haben sie sich in einzelnen Organen von ihrem Ausgangspunkte aus weiter differenziert und entfernt als die Anthropomorphae, andererseits haben sie niedere Zustände bewahrt, die sich nicht mehr bei den Cercopithecidae finden; sie erscheinen vielmehr als eine den Anthropomorphae parallele Gruppe. Man vergleiche hierzu das in der „Vorgeschichte" weiter unten Behandelte.

1. Familie: Cercopithecidae.

Katarrhine Affen, die auf allen Vieren sich bewegen und dabei mit voller Hand- und Fußsohle auftreten. Das Haarkleid kann in einzelnen Körperteilen stärkere Entwicklung erreichen, ist aber nur ausnahmsweise wollig. Am Arm sind die Haare von der Schulter zur Hand in derselben Richtung nach abwärts gerichtet. Das Gesicht ist mehr oder weniger nackt, ebenso wie die perineale Gegend und die Gesäßschwielen. Alle diese nackten Teile können auffallend gefärbt sein, auch schwillt die Umgebung der Geschlechtsteile bei den Weibchen der meisten Arten während der Brunst an. Die zwei Milchdrüsen sind bruststäudig. Alveoläre und tubulöse Hautdrüsen sind vorhanden, vereinigen sich aber nicht zu größeren Drüsenkörpern. Häufig tragen die Nagelphalangen statt Plattnägel, Kuppennägel (Tegulae).

Die Wirbelsäule bildet eine einfache Kurve. Von den 12—13 Thorakalwirbeln haben die letzten, ebenso wie die 6—7 Lumbalwirbel, Dornfortsätze, die nach vorn gebogen sind. Das Sacrum besteht aus 3, seltener nur aus 2 Wirbeln, deren mäßige Breite nach hinten kaum abnimmt. Die Zahl der Schwanzwirbel bewegt sich zwischen 22 und 3. Der Brustkorb ist seitlich zusammengedrückt, kielförmig, das Sternum lang und schmal. Durch ihren Bau weisen die Vordergliedmaßen darauf, daß sie wesentlich als Stützorgane funktionieren, ihre Pronation und Supination ist dabei nur eine beschränkte. Ein Centrale carpi ist vorhanden, das Pisiforme verlängert, das Trapezium hat eine sattelförmige Gelenkfläche für den opponierbaren Pollex, der nur bei Colobus rudimentär ist. Am Becken ist die Schambeinsymphyse lang, der Beckenbogen niedrig; die Tubera ischii mehr oder weniger stark nach außen gebogen zu einer breiten rauhen Fläche, die von den Gesäßschwielen überdeckt wird. Das lange schmale Ilium erhebt sich dorsalwärts bedeutend über der Verbindung mit dem Sacrum, seine Innenfläche ist flach und seine längste Achse bildet einen rechten Winkel mit der des Schambeines, liegt aber fast in einer geraden Linie mit der des hinteren Sitzbeinastes.

Große Verschiedenheit zeigt die Schnauzenlänge. Sie ist kurz bei Cercopithecus, Pithecus (Semnopithecus) und Colobus, womit gepaart geht geringe Größe der Zähne; sie ist lang, aber in verschiedenem Maße, bei den übrigen, deren gleichfalls größeren M dadurch Raum geboten ist, was namentlich für Papio gilt. Auch die Rundung der Stirnregion schwindet

bei Cercocebus, Macacus, Papio und Verwandten infolge der starken Ausbildung von supraorbitalen Knochenwülsten. Das Foramen magnum schaut schräg nach hinten und unten.

Die Naht zwischen Intermaxillare und Maxillare erhält sich entweder oder verschwindet erst spät. Das Intermaxillare umgreift die äußere Nasenöffnung. An Stelle der Siebplatte findet sich jederseits ein rundes Loch. Die Muschelursprünge sind in komplizierter Weise vereinigt und verschoben. Außer dem Nasoturbinale finden sich 2—3 Riechwülste, jedoch nur einer gut ausgebildet. Das Maxilloturbinale ist eine dreieckige Platte. Sinus frontalis und sphenoidalis fehlen. Unter allen Primaten ist somit hier das Geruchsorgan am meisten zurückgebildet.

Im Gebiß $I\frac{1,2}{1,2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3,4}{3,4}$ $M\frac{1,2,3}{1,2,3}$ sind die unteren äußeren I nicht größer als die inneren, oft kleiner. Der vordere, untere P hat eine spitze Krone und kehrt eine scharfe Kante dem Hinterrande der oberen C zu. M_3 ist gewöhnlich groß, der untere hat zuweilen einen fünften Höcker hinter den beiden Querwülsten, entstanden durch quere Verbindung der 2 Paar gewöhnlichen, gleich großen Höcker. Der Zahnwechsel hat früh statt und ist schnell beendet.

Mit Ausnahme von Pithecus (Semnopithecus) sind echte Backentaschen vorhanden, worin zeitweise Futter aufgespeichert werden kann. Der Magen, für gewöhnlich einfach retortenförmig, ist bei den Colobinae (Semnopithecinae), wohl entsprechend ihrer ausgesprochenen Phyllophagie, in drei Abteilungen verteilt. Die übrigen sind herbivor, frugivor, insectivor, verschmähen aber weder Eier noch andere kleine Tiere. Dem kleinen konischen Coecum fehlt ein Processus vermicularis. Am Kehlkopf findet sich meist ein im männlichen Geschlecht stärker entwickelter unpaarer Luftsack, der median zwischen Cartilago thyreoidea und Epiglottis sich ausstülpt und bei Papio bis zu den Achselhöhlen reicht. Der Aortenbogen gibt links die Arteria subclavia ab und eine gemeinschaftliche Arteria innominata, aus welcher die Karotiden und die rechte Art. subclavia entspringt.

Vom Urogenitalapparat ist hervorzuheben, daß die Niere eine Papille hat und daß der Penis gewöhnlich in der Glans einen Penisknochen besitzt sowie zwei Musculi retractores. Die Placenta besteht aus 2 Scheiben: der primären und sekundären Discoplacenta, zwischen denen das Chorion glatt ist (S. 782).

Diagnose. Die Cercopithecidae sind katarrhine arboricole oder rupicole Affen, die sich ausschließlich quadruped, mit Hand- und Fußsohle auftretend, fortbewegen. Sie haben 12—13 Thorakal-, 6—7 Lumbalwirbel, 3 gleichbreite Sakralwirbel, einen kielförmigen Thorax; langes, schmales Sternum sowie Gesäßschwielen. Vorderextremitäten nicht länger als die hinteren. Foramen magnum nach hinten gerichtet; Siebplatte jederseits ein rundes Loch. Zahnwechsel geschieht schnell und früh. Backentaschen meist vorhanden; dem konischen Coecum fehlt ein Processus vermicularis. Kehlsack unpaar, suprathyreoid. Von den vier Höckern der Molaren sind das vordere und hintere Paar je durch einen Querkamm vereinigt. M_3 mit oder ohne Hypoconulid.

Geographische Verbreitung. Die zahlreichen Arten dieser Familie gehören ausschließlich der Alten Welt an, fehlen aber durchaus im austra-

lischen Gebiet. Die Unterfamilie der Colobinae (Semnopithecinae) enthält das afrikanische Genus Colobus, das die Walddistrikte nördlich bis Abessinien bewohnt. Ihre übrigen Genera sind asiatisch, von diesen ist Nasalis auf Borneo, Simias auf die sumatranischen Pageh-Inseln beschränkt. Die zahlreichen Arten von Pithecus (Semnopithecus) leben auf den großen Sunda-Inseln und auf dem Festland von Hinter-Indien. Hier bewohnt P. schistaceus den Himalaja und Kaschmir bis zu 4000 m Höhe, während Rhinopithecus roxellanae und Verwandte in Tibet und Nordwest-China bis ungefähr zum 38° nördl. Br. gehen. Beide liefern den Beweis, daß Affen sich ungestraft niedrigen Temperaturen aussetzen können. Neben diesen Pionieren in das paläarktische Gebiet besitzt dasselbe auch einzelne Vertreter aus der zweiten Unterfamilie: den Cercopithecinae, und zwar Arten des Genus Macacus (Macaca). Dasselbe hat in Nord-Afrika nur einen Vertreter, den M. sylvanus (L.) (inuus L., Inuus ecaudatus E. Geoffr.), der auch, als einziger europäischer Affe, auf Gibraltar gefunden wird. Sonst ist dieses Genus ausschließlich asiatisch. Im Hinblick hierauf ist es wichtig, daß F. Major Knochenteile eines Macacus beschrieb, die mit Resten des Dodo in Mauritius gefunden wurden und nicht M. irus (cynomolgus) angehören. Allerdings weiß man, daß seit 1627 Affen auf Mauritius existieren, die bald M. irus (cynomolgus), bald M. sinicus oder M. pileatus zugeschrieben werden und von denen man annimmt, daß sie durch Portugiesen eingeführt seien [F. Major]. Das Genus Macacus hat Vertreter nördlich bis Tibet und Japan, von denen M. lasiotis in China und M. speciosus in Japan bis zum 40° nördl. Br. vordringen, während M. irus östlich bis Timor und Celebes reicht und damit der am weitesten ostwärts reichende Affe ist. Cynopithecus niger ist ausschließlich auf Nord-Celebes beschränkt. Alle übrigen Cercopithecinae aber: die Genera Papio, Mandrillus, Theropithecus, Cercocebus und Cercopithecus s. l. sind ausschließlich afrikanisch. Hieraus erhellt also die vollständige Scheidung der äthiopischen und orientalischen Affen.

Taxonomie.

Die Systematik der Cercopithecidae stößt auf außerordentliche Schwierigkeiten. Zunächst auf nomenklatorische wegen der unzulänglichen, vagen Beschreibungen der Genera und Spezies der älteren Autoren, deren Deutung zu einer ausgedehnten Synonymie Anlaß gab. Weiter waren die nach Alter, Geschlecht und Lokalität vielfach auftretenden Verschiedenheiten Ursache weitgehender Spaltung in Subgenera, Spezies und Subspezies. So zählt der „Review of the Primates" von D. G. Elliot, ein Werk, das übrigens, seiner zahlreichen Fehler wegen, nur mit Vorsicht zu gebrauchen ist, nicht weniger als 283 Arten unter 13 Genera auf. Aus dieser Menge können hier nur einige Vertreter genannt werden; namentlich solche, die häufige Bewohner der Tiergärten sind. Übrigens sei auf H. Schlegels „Simiae" (1876), H. O. Forbes Handbook (1894), die Bearbeitung in Brehms Tierleben und die neuen Untersuchungen von Pocock (1926), dem wir hinsichtlich der Nomenklatur hauptsächlich folgen werden, verwiesen.

Die Cercopithecidae werden in zwei Unterfamilien verteilt, die sich anatomisch sowohl als auch biologisch deutlich unterscheiden und deren Trennung vermutlich aus dem Miocän datiert.

1. Unterfamilie: **Cercopithecinae**. Gliedmaßen ungefähr gleichlang, Schwanz sehr verschieden lang. Schädel meist mit supraorbitalen Wülsten.

Kiefer in verschiedenem Grade vorspringend; mit deren Zunahme wird der Gesichtswinkel kleiner und erreicht das horizontale Stück des Unterkiefers bedeutendere Länge. Unabhängig davon setzen sich die 1. und 2. oberen und unteren M aus einer fast gleichen vorderen und hinteren Hälfte zusammen, deren Höcker durch verschieden hohe Querleisten verbunden sind (bilophodont). Magen einfach; Backentaschen stets vorhanden. Bewegung der Kiefer einfach ginglymisch. Daumen normal. Clitoris stets außerhalb der Vulva sichtbar, mit einer Art Präputium. Nur teilweise arborikol. Diät herbivor, frugivor, insectivor bis carnivor.

Sie lassen sich in zwei Gruppen verteilen. 1. Gruppe: Gesichtsschädel langgestreckt, Backenzähne groß mit geringer antero-posteriorer Verlängerung, hinterster unterer M hat am Hinterrande einen 5. Höcker. Augenbrauenbogen als starker Wulst vorspringend.

Macacus (Macaca) Lacép. Schnauze mittelmäßig verlängert und abgerundet, die nicht terminalen Nasenlöcher sind nach vorn und oben gerichtete, ventralwärts konvergierende Spalten. Frontalia bilden einen dicken Wulst über Nase und Orbitae. Hand mit kurzem Daumen und nur kurzen basalen Spannhäuten; im Fuß sind sie etwas länger, reichen aber auch zwischen 2. und 3. Zehe nur bis zum 1. Interphalangealgelenk. Unterer $M_{\bar{3}}$ fünfhöckerig, mit hinterem Talon, größer als die vierhöckerigen vorhergehenden M. Schwanz gewöhnlich lang, häufig kurz durch Abnahme der Größe der Schwanzwirbel. *M. sylvanus* L. (inuus L.) ist der einzige schwanzlose Macacus, weshalb Geoffroy ihn zum Genus Inuus (ecaudatus) erhob; wurde von Galen zu seinen anatomischen Studien gebraucht. Ist der einzige afrikanische Makak aus Tunis, Algier, Marokko und Gibraltar; er hält sich in Felsen auf. Von den zahlreichen übrigen, auf Asien beschränkten Arten ist *M. irus* F. Cuv. (fascicularis Raffl.), der früher unrichtigerweise *M. cynomolgus* L. genannte Javaneraffe, der bekannteste und im Tierhandel verbreitetste. Der schwärzliche Schwanz von Kopfrumpflänge, Oberseite von bräunlichgrüner Farbe, Unterseite weißlichgrau; ähnlich die Innenseite der Gliedmaßen, ihre Außenseite dunkler. Sein Wohngebiet erstreckt sich von Hinterindien über Burma und Siam über die Sunda-Inseln bis Timor, Celebes und die Philippinen; er bildet dementsprechend zahlreiche geographische Formen, denen etwa 26 subspezifische Namen zugeteilt sind. Er wurde selbst zum Genus Cynomolgus Reich. erhoben. Neben ihm ist *M. mulattus* Shaw. (rhesus Audeb.), zum Genus Rhesus Lesson erhoben, der meisteingeführte Affe mit nach hinten gerichtetem Scheitelhaar, grünlichem Pelz, Gesicht, Ohren und Hände fleischfarben, Gesäßschwielen rot, Schwanz ca. 25 cm lang. Er dehnt sich über das nördliche Hinterindien bis zum Himalaja, Kaschmir und Süd-China aus. — Als dichter behaarte Gebirgsform gilt *M. assamensis* Mc Clell.; während das wollige Haarkleid dem *M. lasiotis* Gray gestattet, die niedrige Temperatur in den Gebirgen Nord-Chinas bis zum 40° nördl. Br. zu ertragen. — Als Zati Reich. gelten die Hutaffen: *M. radiatus* E. Geoffr. von Süd-Indien und *M. sinicus* L. von Ceylon. Gleichfalls mit langem Schwanz; Stirn und Wangen fast nackt, Scheitel mit einem von einem Zentrum ausstrahlenden Schopf. Auch Silenus Goldf. mit *M. silenus* (L.) und Verwandten hat einen Schopf und ist ausgezeichnet durch eine Mähne, die sein Gesicht umgibt, wodurch er ebenso wie durch seinen mittellangen Schwanz mit Endquaste an Mantelpaviane erinnert. Der Wanderu, auch als Vetulus Rchb. abgetrennt, lebt in Malabar. Als Schweinsaffen (Nemestrinus Rchb.)

hat man Makaken mit kurzem, dünnbehaartem Schwanz bezeichnet. Bekannt ist der nur halb-arboricole Laponder-Affe *M. nemestrinus* L. aus Tenasserim, der Malayischen Halbinsel, Süd-Burma, Borneo und Sumatra; hier wird er in den Padangschen Oberlanden gezähmt zum Pflücken von Kokosnüssen, die er, an langem Tau festgehalten, abdreht. Gegenüber diesem sehr robusten Affen ist der weit kleinere, auf das westliche Süd-Celebes beschränkte, hauptsächlich Felsen bewohnende, im Alter schwarze, schopflose *M. maurus* F. Cuv. ausgezeichnet durch den auf einem Knopf reduzierten Schwanz.

Bei Cynopithecus Is. Geoffr. sind die Nasenlöcher gleichfalls nicht endständig, sondern nach außen und oben gerichtet, wie bei Macacus, dessen Extremitätenbildung auch er hat. Die lange Schnauze mit Knochenleisten, wie bei Papio. Große Supraorbitalwülste. Schwanz rudimentär. Einzige Art *C. niger* Desm., der Schopfpavian, mit schwarzem Haar, das auf dem Kopfe einen Schopf bildet; lebt in Nord-Celebes und scheint in Batjan eingeführt zu sein.

Papio Erxl. (Cynocephalus Lac.). Bei den Pavianen ist der Kopf hundeartig durch Verlängerung der Schnauze, die mit den endständigen, nicht schlitzförmigen, sondern erweiterten Nasenlöchern gerade abgeschnitten endet. Auf ihrer Oberfläche jederseits eine longitudinale Knochenleiste mit häufig buntgefärbter Hautbekleidung darüber. Schwanz mittellang, wird bogig getragen. Es sind Felsenbewohner; dem entsprechen ihre ausgesprochen quadrupede Lokomotion und die kräftigen, kurzfingerigen Hände und Füße, erstere mit kurzem Daumen. Leben gesellschaftlich und werfen nach 7monatiger Trächtigkeit. In Süd-Afrika lebt *P. porcarius* Bodd., namentlich auch im baumlosen Teil der Kap-Kolonie, wo er unter Steinen Reptilien, Millipeden, Skorpione und dgl., im Notfall auch Zwiebeln von Zwiebelgewächsen sammelt. Seit Einführung der Schafzucht haben sie gelernt, unbewachten, saugenden Lämmern die Bauchwand und den Magen mit den Zähnen aufzureißen, um der Milch habhaft zu werden. Von den zahlreichen Arten nennen wir von Ost-Afrika *P. cynocephalus* L., den Babuin, hellgelblich bis grau, gegenüber den grünlich gefärbten, die sich um *P. anubis* F. Cuv. gruppieren. *P. papio* Desm. von Guinea ist rotbraun. Bei *P. hamadryas* L. ist die Farbe aschgrau, mit grünlichem Farbenton, das erwachsene Männchen mit mantelartiger Halsmähne; aus Arabien, Abessinien, Sudan bekannt; der heilige Affe der alten Ägypter.

Mandrillus Ritgen; der Drill oder Mandrill, unterscheidet sich durch tiefgefurchte Backenschwielen; fleischige, ausdehnbare Nasenlöcher, einen nur wenige Zentimeter langen Stummelschwanz. Hauptsächlich Bodenäffen von Guinea, von denen das Männchen durch ungeheuren Kopf und muskulösen Körper auffällt. Von den beiden Arten *M. leucophaeus* F. Cuv. und *M. sphinx* (L.) = maimon L. ist letzterer das bunteste aller Säugetiere. Das Gesicht, namentlich beim alten Männchen, mit blauen Leisten, mit Purpur abwechselnd; Gesäßschwielen mit violetter, Genital- und Analgegend mit roter nackter Haut; Haarkleid oben olivenbraun, unten silbergrau. Schwanz ungefähr 5 cm lang.

Theropithecus Is. Geoffr. hat die Nasenlöcher nicht endständig, sondern seitlich auf der Schnauze, die kürzer ist als der Hirnschädel; unterhalb der Orbita tief konkav und statt der Knochenleiste höchstens eine rundliche Erhebung. Schwanz lang und dick mit Endquaste. Ein Felsenbewohner Abessiniens, mit reduziertem Greifvermögen; dementsprechend ist in der Hand Finger II ungefähr so lang wie der benachbarte kurze

Daumen; noch mehr ist die 1. Zehe rückgebildet. Haarkleid dick, buschig, das alte Männchen mit mantelartiger Mähne. Canini sehr lang. *Th. gelada* Rüpp.

Das Genus Cercocebus Geoffr. schließt sich durch zugespitztes Gesicht, vorstehende Augenbrauenwülste und die Zähne, von denen $M_{\frac{3}{3}}$ noch einen 5. Höcker hat, näher an Macacus an. Sie unterscheiden sich aber durch Verschmelzung der Gesäßschwielen beim Männchen zu einem halbmondförmigen Gebilde, wie bei Papio. Durch arboricole Lebensweise, langen Schwanz und lange Gliedmaßen sowie durch ihr Äußeres nähern sich aber die hauptsächlich auf West-Afrika beschränkten Arten mehr Cercopithecus, unterscheiden sich jedoch durch ihr weißes oberes Augenlid. Von den etwa 10 Arten der Mangabyes, die auch in Ost-Afrika vorkommen, ist *C. fuliginosus* E. Geoffr. von Sierra Leone und Liberia in Tiergärten am häufigsten vertreten, er hat rauchgraue Farbe und nacktes gelbbraunes Gesicht.

Die 2. Gruppe wird dargestellt durch Cercopithecus Erxl. Der rundliche Kopf hat eine kurze Schnauze; Nase springt nicht vor, Backentaschen sehr groß, Gesäßschwielen klein, getrennt, Schwanz lang. Untere $M_{\frac{3}{3}}$ mit 4 Höckern, von denen auch der hintere innere rudimentär sein und schwinden kann. Spannhäute höchstens zwischen den Bases der Finger, Fuß langgestreckt mit weit abstehendem großen Digitus I. In mancherlei Hinsicht nähert sich diese Abteilung am meisten dem Bilde, das wir uns von den ursprünglichen Altwelt-Affen entwerfen dürfen. Durchaus arborikol, im heißen Teile Afrikas, leben sie hauptsächlich von Früchten und jungem Grün. Schlegel und Sclater ordneten die zu ihrer Zeit ungefähr 40, namentlich auf die auffälligen Farbenunterschiede hin benannten Arten der „Meerkatzen", wie sie volkstümlich heißen, in 7 Gruppen, aus denen wir hier nur einzelne Arten nennen können. a) *Cercopitheci rhinosticti* mit weißem, rotem, oder blauem Fleck auf der Nase. *C. petaurista* Schreb. Am häufigsten importiert; von Sierra Leone. b) *C. chloronoti.* Haare auf der Rückenfläche olivengrün, Unterseite weiß. *C. cynosurus* Scop. Der Malbruk West-Afrikas und der naheverwandte *C. sabaeus* L. von Abessinien und Nachbarländer. c) *C. erythronoti.* Rückenfläche rot, Unterseite weiß. *C. patas* Schreb., West-Afrika. d) *C. melanochiri.* Gliedmaßen dunkelfarbig, ein schwarzes Band zwischen Ohr und Auge. *C. albigularis* Sykes. Von Ost- und West-Afrika bekannt. e) *C. auriculati* mit drei schwarzen Linien auf dem Kopf und gelblichem Ohrschopf. *C. pogonias* Benn., von West-Afrika. f) *C. barbati.* Wangen und Kinn mit Bart. Hierher der bekannte *C. diana* L. von West-Afrika. g) *C. trituberculati.* Unterer $M_{\frac{3}{3}}$ hat nur drei Höcker (Miopithecus Geoffr.). Extremitäten robust; mit Ausnahme der Daumen tragen die Finger Kuppennägel; *C. talapoin* Erxl., der kleinste Cercopithecus vom Gabun. — In jüngster Zeit verteilte dann Elliot seine 80 nominalen Arten wieder anders und brachte sie in zahlreiche Subgenera unter, die er als Lasiopyga Illig. vereinigte. Natürlicher ist der Vorgang Pococks, der jeweilig verschiedene Arten um eine zentrale Art gruppierte. Als solche nennt er *C. diana* L. von Liberia mit einem weißen Diademstreifen auf der Stirn; *C. roloway* Schreb. hat daneben einen weißen Spitzbart. In der Gruppe *C. mona* Schreb. von West-Afrika hat das bunte Kleid einen weißen Fleck neben der Schwanzwurzel. Die Gruppe *C. albigularis* Sykes enthält die größten Arten der arborikolen Meerkatzen von Ost-Afrika mit heller Kehle und rötlichem Hinterrücken. West-, zum Teil auch Zentral-Afrika enthält eine Anzahl Arten, die auffallen durch eine weiß-

gefärbte Nase wie *C. petaurista* Schreb., *C. ascanius* Audeb., *C. schmidti* Mtsch. Sie stellen eine Gruppe dar, die sich von einer zweiten Gruppe von Weißnasen unterscheidet, die vertreten ist durch *C. nictitans* L., *C. martini* Waterh. u. a. Einen rotbraunen Nasenfleck hat *C. erythrotis* Waterh. von Fernando Po und Kamerun; wogegen *C. cephus* L. eine weißlichblaue Färbung der nackten Oberlippe aufweist. Biologisch weicht *C. patas* Schreb. ab, eine schnelllaufende Bodenform von Senegal mit langen Gliedmaßen, feuerrotem Scheitel und Rücken. Er wurde zum Genus Erythrocebus Trouess. erhoben.

2. Unterfamilie: **Colobidae** (Semnopithecinae). Stirnregion gerundet, Kiefer kurz, dadurch großer Gesichtswinkel und hoher Ramus ascendens des Unterkiefers. Körper schlank, Hinterextremitäten länger als die vorderen, Schwanz sehr lang. Magen besteht aus drei Abteilungen, von denen die erste eine kropfartige Ausweitung ist und wohl als Mazerationsmagen fungiert. Die beiden anderen, namentlich die lange pyloriale, haben haustraartige Aussackungen; Backentaschen fehlen oder sind gering entwickelt. Unterer $M_{\overline{3}}$ mit 5 Höckern, alle M mit deutlich ausgesprochenen Querkämmen. Die Hauptbewegung der Kiefer ist denn auch eine antero-posteriore. Sie nähren sich, abgesehen von Früchten, hauptsächlich von Blättern, von denen enorme Massen dem komplizierten Magen einverleibt werden. Gegenüber den beweglichen, temperamentvollen Cercopithecinae sind es stille, morose Tiere, die sich nur schwer halten lassen.

Bei Pithecus Geoffr. et Cuv. (Semnopithecus F. Cuv.) ist der Schädel rund, kurz. In diesem ursprünglichsten Genus ist die Nasengegend nicht vorspringend, zuweilen selbst so flachgedrückt, daß die spaltförmigen, nach unten konvergierenden Nasenlöcher seitlich kaum sichtbar sind. Hände und Füße lang und schmal, Digiti III und IV fast gleich und erheblich länger als II und V; Pollex und Hallux verhältnismäßig kurz. Backentaschen fehlen, Kehlsack vorhanden. Erstrecken sich über die ganze orientalische Region, in den Bergen bis zur Baumgrenze.

Es sind zarte Affen, welche die Gefangenschaft schlecht vertragen und seltener bei uns gesehen werden. Von den über 50 nominellen Arten, die über verschiedene, schlecht charakterisierte Subgenera verteilt sind, lassen sich äußerlich Arten mit einem zusammengedrückten Haarschopf unterscheiden wie *P. melalophus* (F. Cuv.) von Sumatra mit zahlreichen Verwandten, in lokaler Verbreitung, auf den Großen Sunda-Inseln und dem benachbarten Festlande bis Birma. Ferner *P. maurus* Schreb., Malayische Halbinsel, Große Sunda-Inseln. — *P. mitratus* Esch. von Siam, Malayische Halbinsel, Sumatra. *P. pileatus* Blyth. u. v. a. Von den Arten ohne Scheitelschopf ist *P. entellus* Dufr., in den heißen Tiefländern von Nord- und Zentral-Indien, der gewöhnlichste und als den Hindu heiliger Affe (Hanuman) bekannt. Sein nächster Verwandter *P. schistaceus* Hodgs. lebt oberhalb 2000 m in Kashmir und Bhutan. *P. cephalopterus* Zimm. aus Ceylon ist in unseren zoologischen Gärten der häufigste Vertreter dieser zarten Affen.

Hieran schließt sich Nasalis Geoffr., beim Männchen ausgezeichnet durch eine monströse Entwicklung der Nase, die über dem Munde hängt: in der Jugend ist sie kurz und nach oben gekehrt. *N. larvatus* Wurmb., von Borneo. Als Pygathrix E. Geoffr. ist *P. nemaeus* L. von Hainan und Cochin-China abgetrennt wegen seines kräftigen, untersetzten Körpers

und seines Schwanzes von nur Körperlänge oder weniger. Ähnlichen Körperbaues erfreuen sich die Schlankaffen, die ebenfalls durch ihre vorspringende Nasenbildung auffallen. Bei Rhinopithecus M. Edw. ist es eine aufgestülpte Stumpfnase. Von den drei aus Tibet und West-China beschriebenen Arten ist *Rh. roxellanae* A. M. Edw. der bekannteste und auffällig durch sein langes dichtes Haarkleid. Ähnliche Nasenbildung hat Simias Miller, mit der einzigen Art *S. concolor* Mill. von den Pageh-Inseln, deren Schwanz, einzig unter Colobidae, nur ein Drittel der Rumpflänge beträgt und, noch dazu mit Ausnahme seiner Spitze, nackt sein soll. In Colobus Ill. fehlt der Daumen oder bildet nur einen kleinen Vorsprung ohne Nagel; Nasenlöcher durch breites Septum ge-

Fig. 547. Nasalis larvatus. Nach einem erwachsenen Männchen gezeichnet.

trennt. Kehlsäcke fehlen, Backentaschen sehr klein. Ungefähr 20 Arten in der Waldregion des tropischen Afrikas, ungefähr zwischen 10^0 südlicher und 15^0 nördlicher Breite. An Farbenvarietäten sehr reich, sind sie über verschiedene Subgenera verteilt. Das meist weiße Jugendkleid weicht erheblich ab vom erwachsenen schwärzlichen, seidenweichen, das durch Mähnen oder durch einen Seitenmantel langer weißer Haare und langbehaartem Schwanz verziert sein kann. Unter den Stummelaffen ist *C. vellerosus* Is. Geoffr. von Senegambien mehr bekannt, da seine Haut zu Muffen verarbeitet wurde. Bei *C. verus* v. Bened. fehlt der Daumen vollständig. *C. abyssinicus* Oken (guereza Rüpp.) von Abessinien und andere Arten sind teilweise schwarz, mit Schulter-Rückenmantel von langen weißen Haaren. Ihre schönen Häute werden als Handelsartikel ausgeführt.

2. Familie: **Hylobatidae.**

Durchaus baumbewohnende, schlank gebaute Tiere, die sich mit großer Gewandtheit kletternd bewegen und sich mit hoher Präzision, an einer ihrer langen Hände hängend, über große Abstände von Ast zu Ast schwingen. Auf dem Boden gehen sie aufrecht, setzen dabei die Fußsohle flach auf und balancieren mit den Armen. Der Schwanz fehlt. Sie sind dicht und wollig behaart, wobei die Haare von Ober- und Unterarm am Ellbogen konvergieren. Das Gesicht ist nackt, ebenso wie die kleinen Gesäßschwielen, die nach A. H. Schultz (1927) erst spät auftreten und das bereits vorhandene Haarkleid an dieser Stelle verdrängen. Nur am Daumen und an der großen Zehe sind die Nägel platt und breit, übrigens mehr Kuppennägel. Die Vorderextremitäten sind weit länger als die hinteren und berühren bei

Fig. 548. Symphalangus syndactylus; erwachsenes Männchen. Nat. Gr.

aufgerichteter Stellung den Boden; ihre Länge verhält sich zu der der Wirbelsäule ungefähr wie 19 : 11. Die Hand ist so lang wie oder länger als der Fuß, der Unterarm länger als der Oberarm. Diese außergewöhnliche Länge der Vorderextremitäten entwickelt sich jedoch erst postembryonal und ist somit erst als ein späterer phylogenetischer Erwerb anzusprechen.

Über den Bau der Hylobatiden haben uns in erster Linie Kohlbrugge, ferner namentlich G. Ruge und Deniker unterrichtet.

Am Schädel fehlen Muskelleisten; nur die Temporalcristae kommen zur Ausbildung, sie sind durch einen abgeflacht gerundeten parieto-frontalen

Scheitelteil weit voneinander getrennt. Die Fossa cerebellaris ist fast horizontal, so daß auch die Hinterhauptsschuppe nach unten und hinten konvex ist und die Kondylen nach abwärts sehen; die Schnauze ist nicht verlängert. Ein Processus styloideus fehlt; desgleichen kleine Hörner am Zungenbein, dessen Körper in verschiedenem Grade ausgehöhlt ist. Die Wirbelsäule ist ohne S-förmige Krümmung und hat nach Rosenberg einen primitiveren Bau als bei Anthropomorphen, jedoch, wie Kohlbrugge nachwies, mit Neigung, sich diesen zu nähern. Gewöhnlich hat sie 18 thorakolumbale Wirbel, zuweilen 17, selten 19. Meist sind 4—5 sakrale und ungefähr 3—4 kaudale Wirbel vorhanden [Kohlbrugge]. In der Regel sind 13 Rippen da, von denen nur 7, seltener 8 sternale sind, eine Zahl, die bis auf 6 herabgehen kann. Diesem anthropomorphen Verhalten entspricht das unter dem Einfluß der starken Ausbildung der Gliedmaßenmuskulatur und der sternalen Portion des M. sterno-cleido-mastoideus verkürzte, stark verbreiterte, einheitliche Sternum.

Die Hylobatiden überholten demnach im Bau des Sternum selbst die Anthropomorphen und nähern sich letzteren auch in der Weite des verkürzten Thorax, dessen dorso-ventraler Durchmesser abgenommen hat. Und wenn auch der transversale nicht in dem Maße zunahm wie bei den Anthropomorphen, so hat doch der Thorax nicht mehr die seitliche, zusammengedrückte Kielform der niederen Affen; wohl aber bleiben, entsprechend den letzteren, die knorpeligen Teile der sternalen unteren Rippen seitlich vom Sternum unverbunden [G. Ruge]. Der Carpus hat, wie bei niederen Affen, ein freies Centrale, das häufig dem Radiale fest angeschlossen liegt. Über accessorische Knochen des Carpus vgl. Bd. I, S. 134. Auch das Becken hat noch niedrige Zustände bewahrt: es ist noch lang und schmal, ebenso wie das Ilium, letzteres aber nicht mehr in dem Maße, wie bei Cercopithecidae, jedoch noch flach auf seiner Innenfläche. Desgleichen sind die Sitzbeinhöcker nach außen gekehrt und rauh für die allerdings kleinen Gesäßschwielen. Während bei den Cercopithecidae die Hände stets weit kürzer sind als die Füße, sind sie bei Hylobatiden gleich lang oder länger, jedoch durch Verlängerung nicht der Palma, sondern der Finger, die weit länger sind als die Zehen. In der Hand ist Digitus III der längste, II und IV fast gleich. Der sehr lange, schlanke Pollex ist weit entfernt von Digitus II und stark spreizbar, spielt aber keine Rolle bei der schwingenden Fortbewegung vermittelst der Arme, wobei die gebogenen 4 lateralen Finger einen Greifhaken bilden. Im Fuß ist von den kurzen Digiti der III. der längste, überragt aber II und IV nur wenig. Der Hallux ist außerordentlich groß mit starkem Greifvermögen beim Klettern. Basale Spannhäute — die übrigens variierend auch in der Hand vorkommen können — treten verschiedentlich, namentlich zwischen 2. und 3. Zehe auf. Sie sind daher für Symphalangus syndactylus, der danach seinen Namen erhielt, nur durch die Regelmäßigkeit ihres Auftretens charakteristisch.

Das Gehirn ist verhältnismäßig klein. Bei einem männlichen Symphalangus syndactylus von 62,5 cm Scheitel-Steiß-Länge und 9500 g Körpergewicht war es 130 g schwer.

Wenn sich auch in Grundzügen der Charakter des Gehirns der Anthropomorphen wiederfindet, so äußern sich daneben niedere Merkmale in der Zuspitzung des Gehirns, in der Konkavität der Orbitalfläche, in der geringen Furchung der Insel, in der Ausbildung des Sulcus perpendicularis u. dgl. m.

Am Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$ fällt auf, daß die kleinen unteren I von gleicher Größe sind, auch die mittleren oberen sind kaum vergrößert; die C haben eine in beiden Geschlechtern gleich lange, spitze Form und erscheinen erst spät, jedoch meist vor dem letzten M. Die P sind bicuspid. Die unteren M haben außer den gewöhnlichen 4 Haupthöckern noch einen hinteren inneren fünften (Hypoconulid), der zuweilen am $M_{\overline{3}}$ fehlen kann, der übrigens oben und unten meist ebenso groß oder nur wenig kleiner als die vorhergehenden ist und somit höchstens unbedeutende Rückbildung zeigt. Die oberen M haben gegenüber den Anthropomorphae das ursprüngliche trituberkuläre Muster nahezu bewahrt, indem das primitive Trigon der Krone nur hinten und innen wenig verändert ist durch den Hypoconus als vierten Höcker. Die Krone ist hier einigermaßen verengert und hat eine unverteilte Wurzel. Wie bei den Anthropomorphae umstehen die Haupthöcker eine zentrale schüsselförmige Vertiefung der Krone für die Aufnahme des gegenüberliegenden inneren Haupthöckers (Protoconus). Die für die Schmelzbekleidung der Kaufläche der Krone charakteristische Runzelung bei den Anthropomorphae kommt bei den Hylobatidae nicht oder nur unbedeutend zur Ausbildung. Abweichend von dem Verhalten bei niederen Affen, geschieht der Zahnwechsel langsam und tritt erst spät ein, nachdem der erste M sich gebildet hat. Der Magen ist einfach; die Darmlänge beträgt ungefähr 7mal die Körperlänge, wobei die größte Länge auf den Dünndarm fällt, der sich nach Kohlbrugge ungefähr wie 5,5 : 1 zur Körperlänge verhält. Der Dickdarm überragt nur ausnahmsweise um das Doppelte die Körperlänge und ist sehr variabel. Das Coecum ist kurz, mit bis 10 cm langem Processus vermicularis. Backentaschen fehlen.

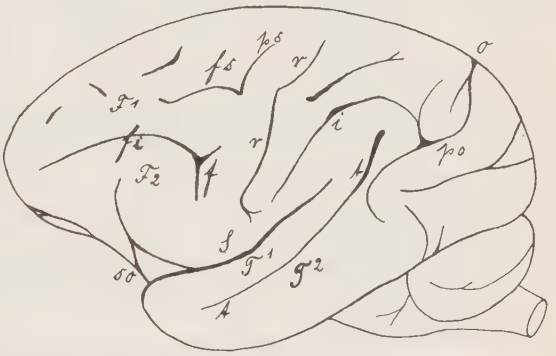


Fig. 549. Gehirn von Symphalangus syndactylus. Nat. Gr. Nach Kohlbrugge. *f* Sulcus frontalis; F_1 und F_2 2 Frontalwindungen; F_2 enthält die 3. Frontalwindung; *fi* Sulc. frontalis inferior; *fs* Sulc. frontal. superior; *i* Sulc. interparietalis; *o* dessen Verbindung mit *po*: Fissura parieto-occipitalis lateralis; *ps* Sulcus praecentralis superior; *r* Sulc. centralis; *S* Fissura Sylvii; *so* Sulc. orbitalis; *t* Sulc. temporalis superior; T_1, T_2 1. und 2. Temporalwindung.

Der Larynx nimmt in bezug auf Muskeln und Schleimhautbildungen eine gesonderte Stellung ein zwischen Cercopithecidae und Anthropomorphae. Der Kehlsack, der bei Symphalangus syndactylus eine bedeutende Entwicklung erreicht und zur Verstärkung des weithin hörbaren Geheules dient, ist eine dünnwandige Ausstülpung der laryngealen Schleimhaut jederseits oberhalb der Membrana vocalis, die zwischen Thyreoid und Hyoid zutage tritt und durch Verschmelzung aus 2 symmetrischen Hälften zu einem einfachen Kehlsack geworden ist. Derselbe fehlt den anderen Hylobates-Arten, die aber tiefe Morgagnische Ventrikel haben. — Die rechte Lunge hat 4, die linke 2 Lappen. Von ersterer geht als ein bis zum

Hilus selbständiger Lappen der Lobus azygos aus, der, wie bei Cercopithecidae, den subperikardialen Raum ausfüllt und daneben mit seinem lateralen Teil zwischen Vena cava posterior und Oesophagus sich einschiebt. Die Pleurablätter berühren einander hinter dem Sternum wie bei Cercopithecidae.

Bezüglich seiner Lagerung nimmt das Herz eine Mittelstellung ein zwischen Cercopithecidae und Anthropomorphae (vgl. S. 815). Aus der Aorta entsteht in der Regel die Arteria subclavia und die Arteria anonyma, woraus die Carotiden und die Subclavia sinistra entspringt. Wie bei niederen Affen hat die Niere nur eine Papille. Der Penis ist bei den meisten Arten sehr klein und im Alter ohne Praeputium, auch kann das Scrotum ein hängendes oder ein sessiles sein; ein Penisknochen ist nach Gerhardt (1909) in verschiedenem Grade entwickelt; er fand auch ein Os clitoridis bei Symphalangus. — In den Hauptzügen schließt die Placenta sich derjenigen der Anthropomorphae an. Es kommt nur die primäre Discoplacenta zur dauernden Ausbildung.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß den Gibbons, im Gegensatz zu den Anthropomorphae, sekundäre Geschlechtsmerkmale fehlen und die Geschlechter sich nicht durch Größe, Färbung oder andere Merkmale unterscheiden.

Die verschiedenen, auf S. 784 genannten, mehr auffälligen anatomischen Eigentümlichkeiten weisen den Hylobatiden eine Stelle neben den Anthropomorphae an, mit denen sie keinen direkten Zusammenhang haben, neben denen sie sich vielmehr als Parallelformen aus niederen Affen entwickelt haben.

Diagnose. Die Hylobatidae sind katarrhine, ausschließlich arborikole Affen mit dichter Behaarung, kleinen Gesäßschwielen, ohne sichtbaren Schwanz. Aufgerichtet gehen sie auf dem Boden auf der vollen Fußsohle, wobei sie mit den sehr langen Armen balancieren. Wirbelsäule gerade, 18 thorako-lumbale Wirbel, 13 Rippen. Thoraxform und Sternum anthropoid. Carpus mit Centrale, Daumen lang, Becken teilweise noch cercopithecoid. M ohne Runzeln, quadrituberkulär, unten mit 5. hinterem Höcker. Backentaschen fehlen. Larynx nur in einer Art mit Kehlsack.

Geographische Verbreitung. Die Hylobatidae oder Gibbons sind durchaus an ausgedehnte Wälder gebunden. Ihre Nahrung besteht vorwiegend aus Blättern und Früchten — daneben werden aber Insekten und Spinnen, die häufig mit der hohlen Hand gefangen werden, ferner Eier, junge Vögel usw. nicht verschmäht. Ihre Verbreitung ist heute eine sehr beschränkte, da sie nur in dem südöstlichen Teil von tropisch Asien, namentlich zahlreich auf den Großen Sunda-Inseln, vorkommen. Sie bewohnen somit Borneo, Sumatra, Java in zahlreichen sogenannten Arten, reichen von hier bis zum Sulu-Archipel und haben in H. hainanus Thom. einen Vertreter auf der Insel Formosa. Auf dem Festlande verbreiten sie sich über Malakka, Tonkin, Arakan, Pegu, Tenasserim; H. hooloch Harl. geht selbst bis in die Gebirge von Buthan.

Taxonomie.

Die Gibbons oder Langarmaffen lassen sich in zwei Gruppen teilen. Die eine, die zur Gattung SYMPHALANGUS Glog. (Siamanga Gray) erhoben wird, enthält *S. syndactylus* Desm., die größte Gibbon-Art, auch die einzige mit Kehlsack, wodurch die nackte Kehlhaut aufgeblasen und die gewaltige Stimme verstärkt wird; 2. und 3. Zehe regelmäßig durch Hautbrücke bis zum letzten Gliede vereinigt. Die Haarfarbe durchaus glänzend schwarz. Nur von Sumatra bekannt.

Alle übrigen Arten vereinigt man im Genus HYLOBATES Illig. Ihnen fehlen die genannten Merkmale; allerdings kann Syndactylie auch bei ihnen unregelmäßig in verschiedenem Grade auftreten. Sie haben ferner ein ursprünglicher gebautes Sternum, auch sind sie kleiner. Da sie nur der sehr variablen Färbung nach verschieden sind, geht die Wertschätzung der zahlreichen beschriebenen Arten sehr auseinander[1]). Die Ansicht Schlegels, daß sie kaum den Wert von Spezies haben, findet sich ähnlich bei O. Thomas wieder. Auch mir scheint, daß es sich zum großen Teil nur um regionale Rassen handelt; vielfach nicht einmal um das, da selbst innerhalb der meistens kleinen Herden, in denen diese geselligen Tiere leben, auffallende Farbenunterschiede auftreten können. Wir nennen nur *H. agilis*. F. Cuv.; schwarz mit weißem Stirnband, von Sumatra. *H. leuciscus* Geoffr. mit weißlichem Haarkranz um das schwarze Gesicht, der Wau-Wau von Java, Borneo und den Sulu-Inseln. Beide sind nahe verwandt mit *H. lar* L., ebenso wie *H. hoolock* Harlan vom Festlande Indiens. *H. concolor* Harlan von Indo-China unterscheidet sich durch mehr oder weniger aufgerichtetes Haar auf dem Scheitel.

Fig. 550. Plantarfläche des rechten Fußes von Hylobates syndactylus. Zur Andeutung der opponierbaren 1. Zehe und der Syndactylie der 2. und 3. Nach Dollo.

3. Familie: **Anthropomorphae.**

Als Anthropomorphae vereinigen wir die drei Menschenaffen Orang-Utan, Gorilla und Schimpanse, die, der Alten Welt angehörig, durch die Summe ihrer Merkmale dem Menschen in vielerlei Hinsicht am ähnlichsten sind, nach Intellekt und Körpergröße alle übrigen Affen überragen und sich unter ihnen in verschiedenen Organen am meisten spezialisierten und damit vom ursprünglichen Zustand entfernten.

Es sind im ganzen ruhige, in ihren Bewegungen langsame Tiere, von denen aber nur der Orang-Utan wirklich durchaus baumbewohnend ist, da er nur selten die Bäume verläßt. In diesen bewegt er sich sehr gewandt, jedoch nicht in der schwingenden Weise der Gibbons, sondern durch ein mehr menschenähnliches Greifklettern, wobei die weit ausholenden langen Arme ein wichtiges Hilfsmittel sind. Schimpanse und Gorilla halten sich mehr auf dem Boden auf, namentlich der Gorilla. Sie bewegen sich hierbei in erster Linie auf allen Vieren, halbaufgerichtet, aber unter einem Winkel, der kleiner ist als 45°. Die kurzen, verhältnismäßig schwachen

1) Eine soeben (1927) erschienene Studie über Hylobates von R. I. Pocock konnte nicht mehr benutzt werden.

Beine setzen dabei erst den Außenrand der Füße, darauf die Sohlenfläche auf den Boden, während die Arme mit der Rückenseite der zweiten Phalange der eingefalteten Finger den Körper stützen. Auch können sie sich bei schnellerer Bewegung durch die aufgestützten Arme hindurchschwingen. Auf diesem Gebrauch beruht die Haarlosigkeit der genannten Phalange und der schwielige Charakter ihrer Rückenseite, der nach H. Friedenthal bereits vor der Geburt angedeutet sein kann. Eine aufrechte Haltung ohne Stütze kann, im Gegensatz zu früheren Annahmen, nur in Ausnahmefällen und nur ganz vorübergehend angenommen werden.

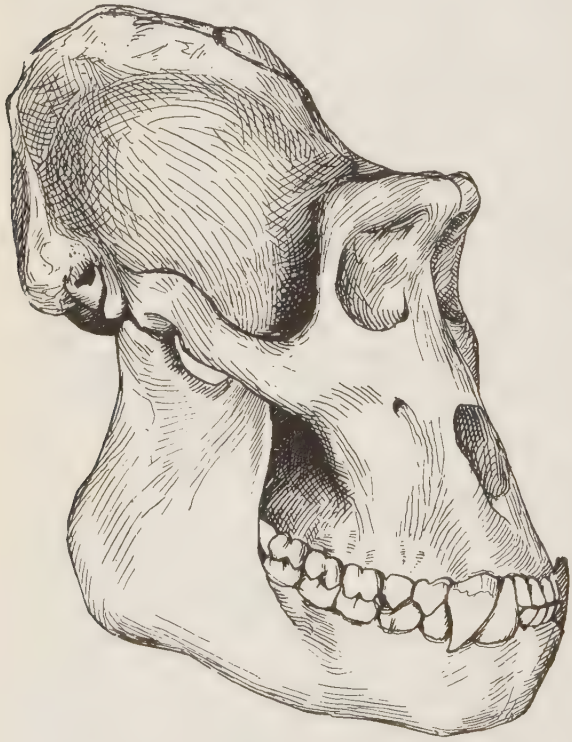


Fig. 551. Gorilla, Männchen. $^1/_3$ nat. Gr.

Der Hals ist kurz, der Schwanz fehlt, desgleichen Gesäßschwielen. Die vorderen Gliedmaßen sind erheblich länger als die hinteren. Nehmen wir die Länge der Wirbelsäule zu 100 an, so sind beim Europäer die Arme 80, die Beine 117, die Hand 26, der Fuß 35 lang. Gegenüber diesen Werten findet Huxley beim Orang als entsprechende Zahlen: 122, 89, 48, 52; beim Gorilla: 115, 96, 36, 41; ähnlich beim Schimpanse: 96, 90, 43, 39. Das Haar ist gerade oder wenig gewellt, auf dem Kopfe nicht verlängert, stärker entwickelt auf der Rückenfläche von Rumpf und Gliedmaßen; am Oberarm nach abwärts, auf dem Unterarm nach aufwärts gerichtet, wie beim Menschen und den Hylobatiden; Gesicht, Handfläche, Fußsohle und Finger sind nackt; alle Nägel Plattnägel.

Kennzeichnend für den älteren Schädel von Gorilla und Schimpanse ebenso wie für viele Cercopithecidae sind supraorbitale Wülste (Tori supraorbitales, Augenbrauenwülste). Sie entstehen, wie Bolk nachwies, im wachsenden Schädel als Folge einer Verschiebung der Orbitae nach vorn gegenüber der Schädelhöhle. Beim jugendlichen Tier liegen die Orbitae subcerebral, so daß die Schädelbasis ihr Dach bildet. Ungefähr mit Beendigung des Durchbruchs des Milchgebisses beginnt ihre Lage eine praecerebrale zu werden, wobei die Stirnwülste ihr Dach bilden (Fig. 552).

Gegenüber dem Menschen mit bleibender subcerebraler Lage der Orbitae, dementsprechender Wölbung der Stirn und fehlenden Stirnwülsten, kommt bei den Menschenaffen zunächst diese Wölbung, eben wegen dieser

orbitalen Verschiebung, nicht zum Ausdruck. Ihre Affenphysiognomie accentuiert sich daher in steigendem Maße am wachsenden Tier im Übergangsgebiet von Gehirn- und Gesichtsschädel; weiterhin, in der mit dem Alter zunehmenden Prognathie, gegenüber der Orthognathie des Menschen, ebenfalls in der Zunahme des Unterkiefers, namentlich in seinem Höhenmaß. Beim Orang-Utan hat besagte orbitale Verschiebung nur in geringem Maße statt. Ihm fehlen daher auch die Stirnwülste, die nur, wie bei niederen Menschenrassen, durch wulstige Randverdickung angedeutet sind.

Das alte Männchen, namentlich des Gorilla, weniger schon des Orang Utan, ist ausgezeichnet durch hohe Crista sagittalis und occipitalis. Man nimmt an, daß sie unter dem mechanischen Einfluß der Insertion des Schläfenmuskels für den schweren Unterkiefer mit starkem Caninus sowie der starken Nackenmuskeln entstanden. Daß diese Muskelkämme beim Schimpanse fast ganz fehlen, bringt man in Zusammenhang mit der ge-

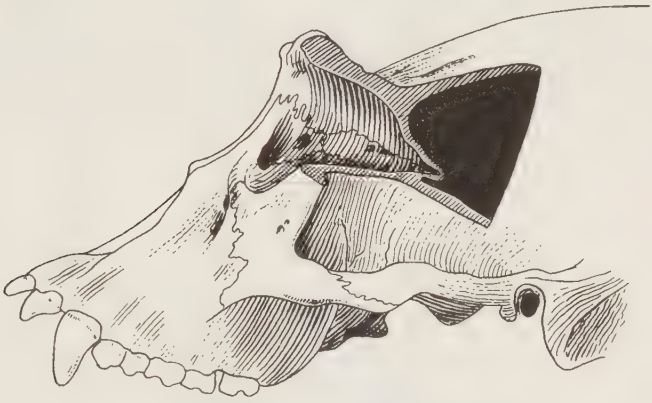


Fig. 552. Vorderschädel des Gorilla, in welchem ein Schnitt durch die Orbita, ungefähr in deren Achse, sowie durch die angrenzenden Teile des Schädels, die Lage der Augenbrauenwülste vor der schwarz gehaltenen Schädelhöhle demonstriert. Nach L. Bolk (1923).

ringeren Größe des Unterkiefers und des Caninus. Mit Bonnak (1924) erscheinen uns diese Unterschiede eher artlicher Art und als Äußerungen sekundärer Geschlechtscharaktere. Das Männchen des Gorilla, weniger schon des Orang-Utan, überragt nicht nur erheblich das Weibchen an Größe, sondern wird im Alter ein muskulöses Ungetüm, dessen Muskulatur nicht mehr proportional ist seinen mechanischen Bedürfnissen.

Diese Muskelkämme geben mit gleichzeitig zunehmendem Vorspringen der Kiefer (Prognathismus) dem Kopfe des alten Tieres ein mehr bestialisches Äußere. In der Jugend dagegen macht der gerundete Hirnschädel, der mehr über den Gesichtsteil prävaliert, indem letzterer überhaupt erst allmählich an Ausdehnung gewinnt; macht ferner die weniger flache, zurücktretende Stirn den Schädel viel menschenähnlicher. Sein Inhalt bleibt aber weit hinter dem des Menschen zurück. Denn während er bei diesem im männlichen Geschlecht im Mittel 1500 ccm enthält, so beträgt dieser Mittelwert nach Selenka bei dem Männchen von Schimpanse 420, Orang-Utan 455, Gorilla 510 ccm. Nach neueren Angaben von Hagedoorn (1926)

sind die Mittelwerte in Kubikzentimeter für die 3 Tiere: 410,5 (♂), 385 (♀); — 443 (♂), 379 (♀); — 511 (♂), 453,5 (♀). Bei den beiden letzten Arten ist die Schädelkapazität beim Weibchen weit geringer, entsprechend dessen geringerer Körpergröße und Muskulatur. Gemäß dieser geringeren Hirngröße ist die Hinterhauptsschuppe kürzer und sieht

Fig. 553.

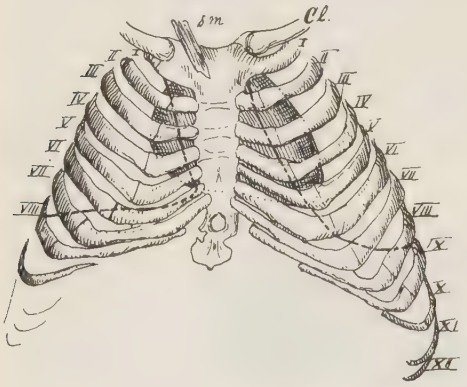


Fig. 555.

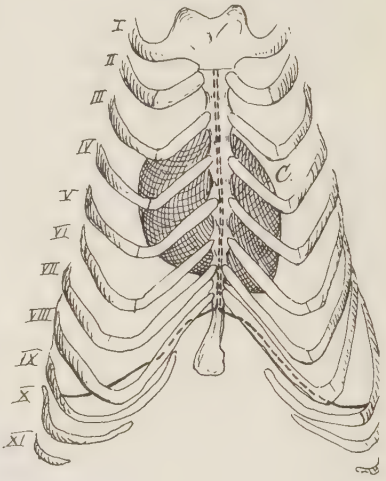


Fig. 554.

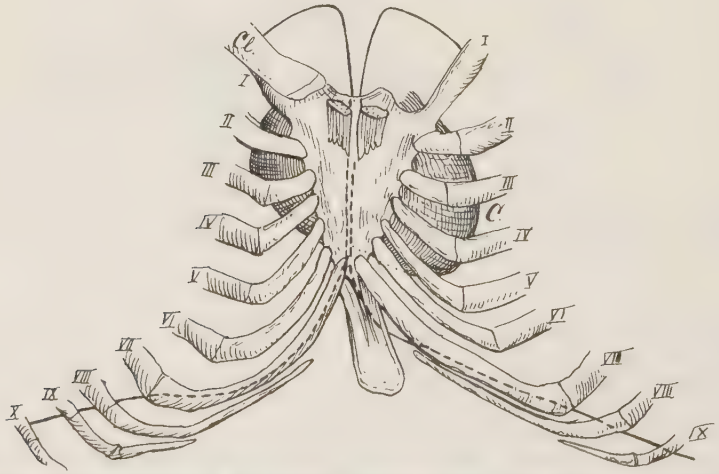


Fig. 553. Ventralansicht des Thorax von Gorilla gorilla. Fig. 554. Desgl. von Hylobates. Fig. 555. Desgl. von Macacus nemestrinus. *Cl* Clavicula; *sm* Musc. sterno-cleido-mastoideus; *C* Herz in seiner Lage. Die ventrale Grenze der Pleurasäcke ist hinter dem Sternum und hinter den durch Zahlen angedeuteten Rippen punktiert, sonst durch volle schwarze Linien angedeutet. Nach G. Ruge.

das Foramen magnum etwas nach hinten, so daß seine Achse nach hinten einen Winkel mit der Horizontalen bildet, der aber weit kleiner ist als ein rechter.

Nahtverbindung zwischen Squamosum und Frontale ist die Regel bei Schimpanse und Gorilla, beim Orang-Utan Ausnahme, doch immerhin

häufiger als beim Menschen. Mehr von anthropotomischem Interesse ist der sogenannte Metopismus: das Bestehenbleiben der Stirnnaht nach der Zeit des für die Gattung normalen Verschlusses derselben. Für die Primaten im allgemeinen hat namentlich Schwalbe 1904 Material darüber gesammelt, worüber noch jüngsthin Remane (1923) sich kritisch geäußert hat. Uns interessiert hier nur, daß sich die Stirnnaht der Anthropomorphen früh schließt. Wie bei den Cercopithecidae fehlt auch dem Orang-Utan ein Sinus frontalis, oder er ist höchstens nur angedeutet. Gorilla und Schimpanse haben ihn aber und alle besitzen einen Sinus maxillaris und sphenoidalis. Ersterer ist nach Bolk bei Gorilla ausgezeichnet durch eine dem Maxillare angehörige, vom unteren Nasengang ausgehende, in die Kieferhöhle eingestülpte „Bulla maxillaris". Ihr bereits beim jungen Tier geräumiger Eingang führt also in eine Knochenblase, die bei weiterem Wachstum den Sinus maxillaris stets mehr einengt und zum Teil an dessen Platz tritt. Im Gegensatz zum Menschen verschwindet die Naht zwischen Ober- und Zwischenkiefer erst spät, zuweilen (Gorilla) erst während der Ausbildung des Dauergebisses. Synostose der Nasalia, deren Form bei den 3 Affen sehr verschieden ist, hat aber früh und vollständig statt. Der Gaumen ist lang, schmal und hat fast parallele Alveolenränder. An der langen Unterkiefersymphyse fehlt ein vorspringendes Kinn. Über das Problem der Kinnbildung hat noch jüngsthin Bolk (1924) sich ausführlich geäußert.

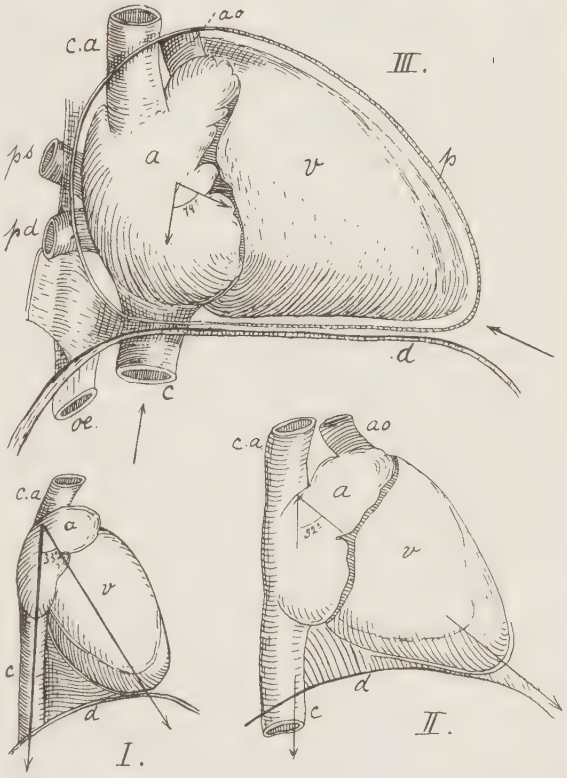


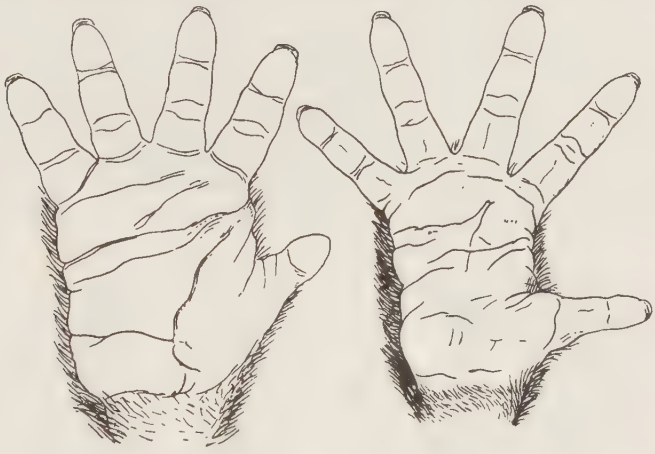
Fig. 556. Das Herz in seiner Lage zur Körperachse, die senkrecht orientiert ist. I Nycticebus tardigradus $^1/_1$; II Macacus cynomolgus $^4/_5$; III Simia satyrus $^1/_1$. *a* Atrium dextrum; *ao* Aorta; *c* Vena cava posterior; *ca* Vena cava anterior; *d* Diaphragma; *oe* Oesophagus; *p* Pericardium; *pd* Vena pulmonalis dextra; *ps* Vena pulmonalis sinistra; *v* Ventriculus dexter. Eingetragen ist der durch die hintere Hohlvene und die Herzachse gebildete Winkel, der ungefähr die Lage letzterer zur Körperachse ausdrückt. Nach G. Ruge.

Die Wirbelsäule hat 17, beim Orang-Utan 16 thorako-lumbale Wirbel und eine Andeutung der sigmoiden Krümmung der Wirbelsäule des Menschen

in der Lendengegend [vgl. Cunningham]; die Processus spinosi dieser Wirbel sind mehr oder weniger nach hinten gerichtet. Die 5 Sakralwirbel nehmen von vorn nach hinten successive an Breite ab. Nur 4—5 mehr oder weniger rudimentäre Schwanzwirbel sind vorhanden. Von den 12 Rippen des Orang und den 13 des Gorilla und Schimpanse sind 7 sternale. Die knorpeligen Teile derselben treten seitlich vom Sternum teilweise miteinander in Verbindung, wie häufig beim Menschen, aber im Gegensatz zu allen übrigen Säugern, wodurch der Thorax ein festeres Gefüge erhält. Dieser hat eine breite, kurze Form, wie sie außerdem nur noch der Mensch hat und wie sie bei Hylobatidae in ganz ähnlicher Weise anhebt und auf Zunahme des transversalen Durchmessers gegenüber dem dorso-ventralen beruht. Dies wird erreicht durch Verbreitung und Verkürzung des Sternum, sowie durch Abnahme der Zahl der Rippen, die mit ihm in Verbindung treten. Auch biegen sich die Rippen nach hinten aus, wodurch die Lungen in einen seitlich weiten Raum zu liegen kommen. Weitere Folgen dieser durchaus menschlichen Einrichtung sind, daß das Herz dem Sternum näher sich anlagert und dadurch die Pleurasäcke auseinanderdrängt. Die primäre Form des kielförmigen, seitlich zusammengedrückten Thorax mit großem dorso-ventralen und kleinem transversalen Durchmesser, wie sie allgemein bei Säugern und auch noch bei den Cercopithecidae sich findet (Fig. 555), hat ein langes schmales Brustbein, zahlreiche sternale Rippen; das Herz liegt entfernter vom Sternum zwischen den Lungen. Hier legen sich demnach die beiden Pleurasäcke hinter dem Sternum aneinander, die vordere Pleuragrenze ist demnach eine sternale, wie auch Hylobates sie noch hat [G. Ruge]. Die Verkürzung des Rumpfes bei den Menschenaffen steht in Verbindung mit einer ontogenetisch stattfindenden metamerischen thorako-lumbalen Verkürzung des Rumpfes durch Verschiebung des Beckens kopfwärts, wie sie E. Rosenberg zuerst klarlegte an der Hand des Verhaltens der Wirbelsäule (I, S. 115). G. Ruge fand weitere Zeugnisse dieser Verschiebung in obengenannter Verkürzung des Thorax. Damit trat Verkürzung der Pleurahöhlen und somit Verschiebung der distalen Pleuragrenzen und des Diaphragma in proximaler Richtung ein. Das Atembedürfnis blieb aber dasselbe, somit mußten die Lungen an Breite gewinnen, was sie an Länge verloren. Dies gestattete der in transversaler Richtung erweiterte Thorax. Konvergent suchte das ursprünglich median gelegene Herz Raum in der linken Thoraxhälfte, indem es seine Spitze dorthin verlegte. Seine Längsachse bekam damit mehr und mehr eine mehr dorso-ventrale Richtung, und sein Perikard verwuchs in ausgedehnter Weise mit dem Diaphragma [Tanja], während ursprünglich — selbst noch bei Hylobates — zwischen beiden der Lobus subpericardiacus (azygos) trennend sich einschob. Mit dem Schwinden des subperikardialen Raumes aber wurde dieser Lobus in den unteren rechten Lungenlappen aufgenommen. Diese Verlagerung des Herzens läßt sich nach G. Ruge ausdrücken durch den Winkel, den die Herzachse mit der Vena cava posterior bildet und der von den niederen zu den höheren Primaten progressiv größer wird (Fig. 556).

Daß, wie bei Hylobatiden, aber im Gegensatz zu den Cercopithecidae, die vorderen Extremitäten erheblich länger sind als die hinteren, wurde schon auf S. 812 hervorgehoben. Auch die Hände sind verlängert, so daß sie der Länge des Fußes gleich oder fast gleich sind, so jedoch, daß die Vola manus kürzer ist als die Planta pedis. Die Verlängerung kommt also auf Rechnung der Finger gegenüber den kürzeren Zehen. Die relative Länge

der Finger hält, wie beim Menschen, die Reihe III, IV, II, V ein. Der Pollex ist kurz, kann aber zum Ergreifen kleiner Objekte benutzt werden. Er ist dem Handgelenk stark genähert. Bei Schimpanse und Gorilla wird er in steigendem Maße kräftiger, wie denn auch in gleicher Richtung die ganze Hand an Breite zunimmt, entsprechend der Abnahme der Arboricolie.



A B

Fig. 557. Rechte Hand: A eines jungen Gorillas, B eines jungen Schimpansen. Nach R. I. Pocock.

A B

Fig. 558. Rechter Fuß: A eines jungen Gorillas, B eines jungen Schimpansen. Nach R. I. Pocock.

Das gilt noch in auffallenderem Maße für den Fuß, dessen Hallux beim Gorilla ein gewaltiges Greiforgan wird. Der Orang-Utan tritt nur auf dem Außenrande des Fußes auf entsprechend dessen Varusstellung im Fußgelenk; Schimpanse und Gorilla setzen die ganze Fußsohle auf den Boden. Im Carpus hat nur der Orang-Utan ein Centrale, während es bei Gorilla

und Schimpanse, ebenso wie beim Menschen, im erwachsenen Zustande fehlt, wohl durch Verschmelzung mit dem Radiale [E. Rosenberg].

Das Becken ist weit menschlicher als bei Hylobates durch größere Breite der Ilia, die ventral konkav sind, und durch größere Weite und Kürze der Beckenhöhle. Die Hinterextremität endet in einen anatomisch echten Fuß, der, oberflächlich betrachtet, namentlich auf seine Funktion hin, an eine Hand erinnert und dadurch Anlaß gab, die Affen, im Gegensatz zum Menschen, den Bimana, Quadrumana zu nennen. Dieser Name ist aber durchaus verwerflich. Die Unterschiede vom menschlichen Fuße betreffen nur relative Verhältnisse, wie die geringere Größe, aber — namentlich beim Orang-Utan — bedeutendere Beweglichkeit (Ab- und Adduktion) der großen Zehe, die den Fuß zu einem Greiffuß macht, ohne daß er aber hierfür Muskeln hätte, die dem Menschen fehlten. Eigentümlich ist ihnen ferner ausgiebigere Drehung des Fußes um seine Längsachse, wodurch die Sohle leichter und

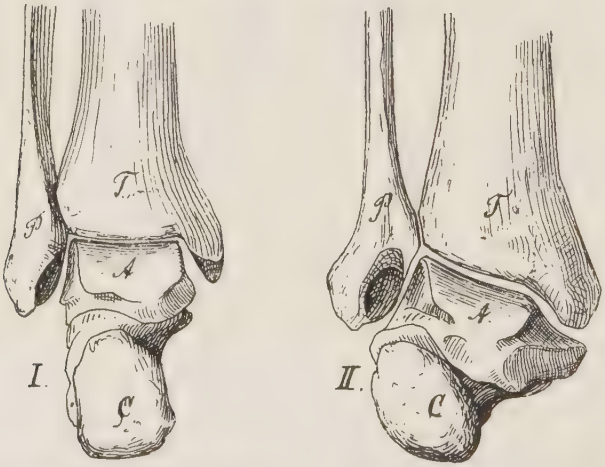


Fig. 559. Fußgelenk I vom Menschen, II vom Gorilla; nach Topinard. *A* Talus; *C* Calcaneus; *P* Fibula; *T* Tibia.

ausgiebiger nach einwärts gewendet werden kann, wie das auch der Fall ist beim Kinde, solange es noch nicht zu stehen braucht. Durch diese Einwärtswendung wird das Klettern erleichtert. Endlich erlangt der Fuß nicht die ausgebildete Gewölbekonstruktion des menschlichen Fußes, wie denn auch der Orang-Utan auf der Außenseite des Fußes und nicht auf der flachen Fußsohle geht. Im übrigen ist er, ebensowenig wie der Menschenfuß, wahrer Pronation und Supination oder wahrer Plantarflexion im Talotibialgelenk fähig.

Das Gehirn ist ein vereinfachtes Menschengehirn, dem aber nichts Wesentliches fehlt. Es hat ungefähr Größe und Gewicht wie bei einem neugeborenen Menschen und ist z. B. beim Orang-Utan, dessen Körpergewicht mehr als 75 kg beträgt, bis zu 395 g schwer, somit noch nicht 0,6 pro 100 Körpergewicht. Das Cerebellum, das relativ groß ist, wird von den Hemisphären mehr oder weniger vollständig bedeckt. Vorn sind dieselben nicht zugespitzt.

Das periphere Geruchsorgan ist reduziert, wenn auch weniger als bei den Cercopithecidae; die Siebbeinplatte ist klein, das Nasoturbinale höchstens nur angedeutet, das Maxilloturbinale plattenförmig, mit Andeutung einer doppelten Einrollung; 2 Riechwülste sind vorhanden [vgl. O. Seydel]. Entsprechend der Rückbildung des peripheren Geruchsorgans sind die Lobi olfactorii klein.

Das Gebiß $I\frac{2}{1\,2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{3\,4}{3\,4}$ $M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$ hat oben die inneren I größer, unten kleiner als die äußeren. Die Canini sind groß, namentlich bei den Männchen von Gorilla und Orang-Utan; oben ist ein Diastem zwischen ihnen und den äußeren I, unten zwischen ihnen und P. Letztere haben oben 3, unten 2 Wurzeln. Bei den Molaren sind diese einigermaßen gespreizt und sehr kräftig. Im Unterkiefer haben die Milchprämolaren und Molaren 5, im

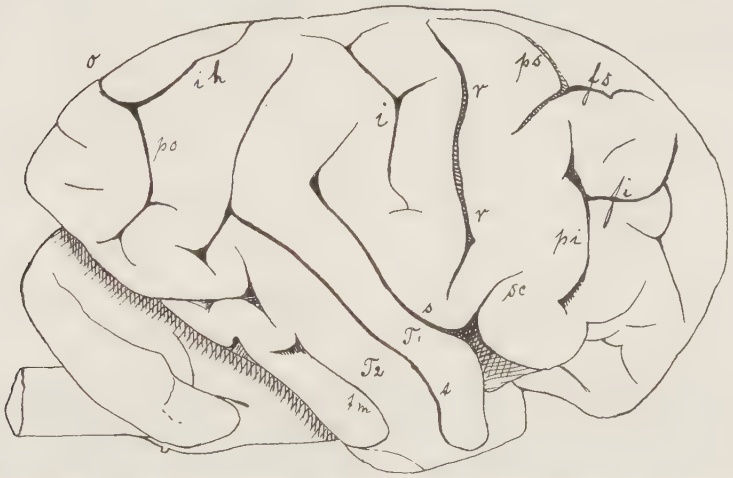


Fig. 560. Gehirn eines erwachsenen Männchens von Simia satyrus. Nach einer Photographie von R. Fick vereinfacht. *fi* Sulcus frontalis inferior; *fs* Sulc. frontalis sup.; *i* Sulc. interparietalis (retrocentralis) vorderer Abschnitt; *ih* hinterer Abschnitt; *o* Verbindung mit dem Sulc. parieto-occipitalis lateralis (*po*); *pi* Sulc. praecentralis inf.; *ps* Sulc. praecentralis superior; *r* Sulc. centralis; *s* Fissura Sylvii; *sc* Sulc. subcentralis; *t* Sulc. temporalis superior; T_1, T_2 erste und zweite Temporalwindung; *tm* Sulc. temporalis medialis.

Oberkiefer 4 Höcker. Der Schmelzüberzug zeichnet sich aus durch Runzelung, und zwar beim Orang-Utan, schwächer beim Schimpanse, auf der Lingualfläche der I und C als Längsrunzelung; auf der Kaufläche der Backenzähne als feine, unregelmäßige Runzeln. Beim Gorilla sind es mehr einzelne dicke Leisten nach der Spitze der Höcker gerichtet [Selenka]. Übrigens ist diese Runzelung im allgemeinen um so weniger deutlich, je höher und stärker die Höcker sind, daher am geringsten bei Gorilla; beim Menschen ist sie nur bei niederen Rassen angedeutet. Wie bei Hylobatiden, sind bei Anthropomorphen und dem Menschen die oberen M kürzer und breiter als die unteren. Sie haben 4 Höcker, die dem Protoconus und Hypoconus, also dem vorderen und hinteren Innen- oder Lingualhöcker entsprechen; ferner, mit diesen alternierend, einen Para- und Metaconus oder vorderen und hinteren Außen- oder Buccalhöcker. Metaconus und Protoconus sind

durch einen schrägen Kamm verbunden. Zwei äußere und eine innere Wurzel sind vorhanden. Die längeren und schmäleren unteren M sind fünfhöckerig (vgl. Fig. 561). An der Außenseite haben sie einen vorderen, mittleren und hinteren Außenhöcker. Letzterer entspricht wohl dem hinteren medialen des Talonid und ist somit ein Hypoconulid, wird aber auch als Mesoconid bezeichnet. Der vordere und hintere (mittlere) buccale Höcker ist also der Proto- und Hypoconid. Alle 3 können kammartig verbunden sein, durch randständige Lage sowie durch Reduktion der ursprünglichen Grenzfurchen zwischen den Höckern auf eine untiefe Rinne auf der Kaufläche, so daß, wie in den oberen M so auch in den unteren, eine Fovea anterior und posterior und in den unteren obendrein eine Fovea centralis auftritt (vgl. Fig. 565). Mehr oder weniger alternierend mit den äußeren Höckern, meist jedoch so, daß Proto- und Metaconid einander gegenüberliegen, finden sich lingual der Meta- und Entoconid oder der vordere und hintere Innenhöcker. Die unteren M haben eine innere und eine

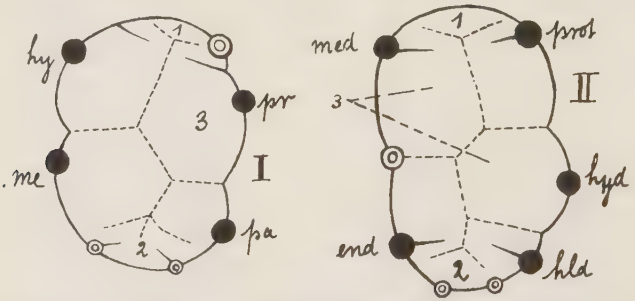


Fig. 561. Schema eines oberen (I) und eines unteren (II) Molaren vom Orang-Utan. Nach E. Selenka. Die Haupthöcker sind durch schwarze Kreisflächen angedeutet, die variabelen Nebenhöcker durch Doppelkreise mit Berücksichtigung ihrer relativen Größe. Die punktierten Linien auf der Kaufläche bezeichnen die typischen Rinnen ursprünglicher Grenzfurchen zwischen den Höckern. *end* Entoconid; *hld* Hypoconulid; *hy* Hypoconus; *hyd* Hypoconid; *me* Metaconus; *med* Metaconid; *pa* Paraconid; *pr* Protoconus; *prot* Protoconid; *1* Fovea anterior; *2* Fovea posterior; *3* Fovea centralis.

äußere Wurzel. Außerdem können Nebenhöcker auftreten und bei primitiveren Formen ein Basalband an der Hinten- und Außenwand [Abel].

Im Gegensatz zur hufeisenförmigen Anordnung der Zahnreihen haben dieselben bei den Menschenaffen eine U-Form, indem die Backenzahnreihen parallel verlaufen. Das Gebiß wechselt langsam und spät. Im Milchgebiß erscheinen die Canini zuletzt — bei den Cercopithecidae dagegen vor dem Durchbruch der hinteren Milchprämolaren ihrer Reihe. Auch im Ersatzgebiß der Anthropomorphen brechen die C erst kurz vor M3 durch, somit, abgesehen von diesen, zuletzt.

Der Magen ist einfach, das kurze Coecum hat einen Processus vermiformis. — Der Ursprung der großen Gefäße aus dem Aortabogen gleicht im allgemeinen dem des Menschen.

Im Larynx entwickeln sich in beiden Geschlechtern, oberhalb der Stimmbänder, aus den Morgagnischen Ventrikeln große Luftsäcke, die sich beim Gorilla und Schimpanse auf die Vorderfläche des Halses beschränken und Ausstülpungen zur Achselhöhle und Clavikulargegend senden. Beim Orang-Utan nehmen sie mit dem Alter meist an Ungleichheit und stets an enormer

Ausbildung zu (I, Fig. 237). Im erwachsenen Tier bleibt entweder einer zurück, oder aber beide entwickeln sich enorm und verschmelzen dann so, daß nur eine dünne, unvollständige Scheidewand bleibt, so daß es schließlich zu einem unpaaren Sacke kommt [vgl. R. Fick]. Sie bilden einen lufthaltigen Sack, der sich vom Unterkiefer zur Brust, von Schulter zu Schulter erstreckt, mit großen Aussackungen in der Achselhöhle. Daß seine Bedeutung vermutlich nicht in einer Verstärkung der Stimme zu suchen ist, wurde bereits auf S. 310, Bd. I besprochen[1]).

Von der Lunge wurde auf S. 780 schon berichtet, daß rechterseits der Lobus subpericardiacus in den (dritten) unteren Lappen aufgenommen wird, so jedoch, daß er noch angedeutet ist.

Die bohnenförmigen Nieren haben ein ungeteiltes Becken mit einer einzigen Papille, die aber beim Orang-Utan verdoppelt sein kann. Im Gegensatz zum Menschen ist der Penis insofern kein echter Penis pendulus, als er nicht frei vom kaudalen Ende der Symphyse herabhängt, sondern vermittels der Hautdecke der Symphyse derart angelagert ist, daß nur sein Endabschnitt frei und er damit sogenannt halbhängend ist. Er hat ein tiefes Praeputium, entsprechend der langen dünnen Eichel von Schimpanse und der kürzeren vom Orang-Utan, die den kegelförmigen Rutenschaft fortsetzt und beim Orang Querleisten trägt; beim Gorilla ist sie pilzförmig verbreitert. Den langen Penis vom Schimpanse bringt Pocock in Zusammenhang mit der menstrualen Anschwellung der Genitalien bei diesem Tier. Ein Penisknochen ist in der Glans vorhanden (I, Fig. 276). Das Scrotum ist postpenial, sitzend.

Bezüglich der Placenta sei auf Bd. I, S. 400 verwiesen und hier nur noch aus den Untersuchungen von Selenka und Strahl hervorgehoben, daß der Bau der Placenta der Menschenaffen, der Hylobatiden und des Menschen in den grundlegenden Verhältnissen übereinstimmt, daß aber der erste Entwicklungsgang der Placenta des Orang-Utan — des einzigen Menschenaffen, den man diesbezüglich besser kennt — dem der menschlichen näher steht als derjenige von Hylobates [Strahl]. An eben genannter Stelle des I. Bandes wurde auch die lange Dauer der Trächtigkeit und eine ihrer etwaigen Ursachen erwähnt. Vielleicht geht man nicht allzu fehl, wenn man die Trächtigkeit auf ungefähr 8 Monate stellt, dabei aber im Auge behält, daß der postnatale Wuchs ein beschleunigteres Tempo hat als beim Menschen und je nach dem Genus im 8.—12. Jahr das Tier erwachsen ist[2]).

Diagnose. Die Anthropomorphae sind ausschließlich oder nur zeitweilig baumbewohnende katarrhine Affen von bedeutender Körpergröße, mit zottigem oder welligem Haar, das am Oberarm abwärts, am Unterarm aufwärts gerichtet ist; ohne Schwanz und ohne Gesäßschwielen. Auf dem Boden gehen sie in halbaufrechter Haltung auf dem äußeren Fußrande (Varusstellung) oder auf voller Fußsohle und stützen sich auf die Rückseite

1) Neuerdings betrachtet G. Brandes (Zeitschr. f. Säugetierkunde, II, Heft 1, 1927) ihn wieder als Windkessel, der die Taschenbänder in Schwingung versetze zu einem minutenlang anhaltendem brummenden Laut, wohl zu unterscheiden von pfeifenden und brüllenden Kehllauten, die aus der Lunge gespeist werden.

2) Über dieses Thema sowie über andere Phänomene des Wuchses der Anthropomorphen erschien während der Drucklegung eine wichtige Arbeit von A. H. Schultz (1927).

der eingefalteten Finger der Vorderextremitäten, die weit länger sind als die hinteren. Wirbelsäule mit 16—18 thorako-lumbalen Wirbeln; sie hat nur Andeutung einer sigmoiden Krümmung. Thorax faßförmig, Sternum kurz, breit. Daumen kurz, Hallux opponierbar, ungefähr gleich lang oder länger als die übrigen Zehen. Radius mit vollständiger Pronation und Supination. Gehirn groß, windungsreich. Backentaschen fehlen; Magen retortenförmig, Coecum mit Processus vermiformis. Große Laryngealsäcke. Molaren quadrituberkulär, die unteren mit hinterem fünften Höcker. Schmelzüberzug gerunzelt. Caninus bricht kurz vor M3 durch und wäre sonst der letzte Ersatzzahn.

Geographische Verbreitung. Von den 3 Anthropomorphen ist der Orang-Utan auf Borneo und Sumatra beschränkt. Auf letzterer Insel scheint er aber im Aussterben begriffen zu sein, da er jetzt nur noch im Norden und an der Nordwestküste und hier nur weiter landeinwärts, aber durchaus nicht allgemein, gefunden wird, früher aber weitere Verbreitung hatte. Er ist ebenso wie der Schimpanse und Gorilla an Wälder gebunden, doch ist der Schimpanse, namentlich aber der Gorilla weit weniger baumbewohnend. Alle nähren sich von Baumfrüchten, jungem Laub, Gräsern, verschmähen aber zwischendurch auch animalische Nahrung nicht. Sie bauen sämtlich für die Nachtruhe in Bäumen ein einfaches Nest aus übereinander gelegten Zweigen. Der Schimpanse bewohnt das tropische West-Afrika von der Küste bis weit in das zentrale Gebiet hinein bis zum Tanganjikasee. Der Gorilla dringt im gleichen Gebiet ostwärts bis in das Vulkangebiet des Kiwusees.

Taxonomie.

Simia L. (Pongo auct.)[1]). Der Orang-Utan hat einen hohen, schmalen Schädel, dessen Gesichtsteil im Alter lang wird und beim Männchen hohen Sagittal- und Occipitalkamm erlangt. Namentlich beim Weibchen erscheinen die Augenbrauenwülste schwächer als bei Gorilla und Schimpanse, die Orbitae somit auch weniger tief. 12 Rippen; die langen Arme verhalten sich zur Wirbelsäule wie 122, die Beine wie 89 zu 100. Carpus mit freiem Centrale; Pollex und Hallux verhältnismäßig schlank; Ferse kurz, der Fuß tritt nur mit seiner Außenseite auf. Im Alter nehmen, namentlich beim Männchen, die Kehlsäcke enorm zu. Letzteres hat stärkere C und voluminöseren Unterkiefer als das Weibchen. Kaufläche der M und Lingualfläche von I und C mit zahlreichen tiefen Runzeln. *S. satyrus* L., Haar dunkler oder heller rotbraun; Gesicht, Ohren, nackte Teile von Hand und Fuß in der Jugend dunkelgelblich, später braun bis schwarz. Lebt außer der Paarungszeit einsam, das Weibchen gewöhnlich mit einem vorjährigen und seinem jüngsten Jungen. Das erwachsene Männchen erreicht eine Höhe bis zu 1,50 m und überragt damit erheblich das Weibchen; es ist bei einzelnen Rassen ausgezeichnet durch ein Paar voluminöser, nach vorn konkaver Wangenwülste von blauschwarzer Farbe, die aus Bindegewebe und Fett bestehen. Der Orang-Utan zeichnet sich durch auffällige Variabilität aus, die Anlaß

1) Die törichte Darlegung von C. W. Stiles, daß der Orang-Utan nicht Simia, sondern Pongo zu heißen habe, haben O. Thomas und M. A. C. Hinton in Nature Sept. 1926 gründlich widerlegt.

gab zur Aufstellung verschiedener Arten. Soweit diese Borneo bewohnen, sind es nach Selenka nur lokale Rassen, teilweise auf dem Wege der Artbildung infolge andauernder Isolierung durch Flüsse und Bergketten, wodurch gewisse Eigentümlichkeiten in bestimmter Weise sich fortbilden; namentlich beim Männchen im Schädelbau. Auch scheiden sich, je nach dem Auftreten oder Fehlen der Wangenwülste (Polster), beim Männchen zwei Gruppen, in denen klein- und großhirnige Formen auftreten.

Einige sumatranische lokale Rassen erhebt Selenka zur Spezies *S. sumatranus* Sel., es erhellt aber nicht, worauf diese Wertschätzung beruht und wie sich diese Art zu *S. Abeli* Clarke verhält, die für den sumatranischen Orang-Utan aufgestellt wurde.

Gorilla Is. Geoffr. — Schädel flach, beim alten Männchen mit großem Sagittal- und Occipitalkamm. Gesichtsschädel langgestreckt, mit großen Supraorbitalwülsten in beiden Geschlechtern, wodurch die Orbitae trichterförmig vertieft sind. Bulla maxillaris vorhanden. Unterkiefersymphyse lang. 17 thorako-lumbale Wirbel und 13 Rippen. Nehmen wir die Länge der Wirbelsäule zu 100 an, so ist die Beinlänge 96, die Armlänge 115. Hände breit mit kurzen Fingern. Hallux weit stärker als die übrigen Zehen, die bis zum distalen Ende der 1. Phalange durch Spannhäute vereinigt sind. Ferse breit gerundet; sie wird mit der Sohlenfläche dem Boden aufgesetzt. Der Rand der weit offenen Nasenlöcher gewulstet; Ohren klein, menschenähnlich. Penis kurz mit pilzförmiger Glans. Schmelzrunzelung erscheint höchstens angedeutet auf den hohen Höckern der M. — Am längsten, seit 1847, ist *G. gorilla* Wym. durch Savage vom Gabun bekannt. Das Männchen überragt das Weibchen erheblich und wird bis zu 2 m hoch, ist somit der größte Affe. Haarkleid und nackte Haut schwarz, mit braunen Stellen. Seitdem sind mit dem Zunehmen unserer Kenntnis über seine Verbreitung eine Anzahl Formen beschrieben worden, die von manchen als Arten oder Unterarten bewertet werden. Unter diesen fällt durch rötlich gefärbten Kopf *G. matschiei* Rothsch. von Jaunde auf, an den sich *G. castaneiceps* Slack vom französischen Kongo, mit rotbraunem Scheitel, anschließt. Am ehesten dürfte die Gebirgsform *G. beringei* Matsch., nördlich vom Kiwusee, als Art gelten wegen der dichten langen Behaarung, wegen des Besitzes eines Bartes, eines gelblichen Rückenbandes beim alten Männchen und wegen Besonderheiten in Gebiß und Schädel. Entsprechend seinem weiten Verbreitungsgebiet ändert der Gorilla nicht nur körperlich ab, sondern auch in seinem Charakter und manchen Lebensgewohnheiten. Im allgemeinen ist er aber ein Bodentier, das Bäume nur der Nahrung und Sicherheit wegen besteigt, was alte Männchen kaum mehr tun. Sie leben in kleinen Familien, vielfach unter Leitung eines alten Männchens. Diese Familien leben meist getrennt, doch ist Kreuzung zwischen ihnen nicht ausgeschlossen.

Anthropopithecus Blainv. (Pan Oken). Der Schimpanse ist dem Gorilla nahe verwandt, aber kleiner, überhaupt nach Skelet und Muskulatur der schwächste Menschenaffe, ohne erheblichen sexuellen Unterschied nach Größe und Schädelbau. Der Gesichtsschädel ist kurz, der Hirnschädel gerundet. Der Daumen erreicht ein Drittel der Handlänge, die große Zehe ist kurz und dick; zwischen den übrigen Zehen finden sich kurze Spannhäute. Setzen wir die Länge der Wirbelsäule gleich 100, so ist der Arm 96, das Bein 90 lang. Die Hände sind schmäler mit schlankeren Fingern. Im Fuß sind die Zehen frei, die Ferse verschmälert, übrigens wie bei Gorilla. Die Nasenlöcher einfach umrandet, der Penis lang mit konischer, langer Eichel.

Die Molaren haben wie beim Orang-Utan niedrige Höcker mit zahlreichen flachen Runzeln, M_3 hat Neigung zu Rückbildung, C kleiner als beim Gorilla.

Die monogamen, robust gebauten Tiere leben in kleinen Gesellschaften und bewegen sich ebenfalls häufig auf dem Boden. *A. troglodytes* L. — Allgemeine Farbe des Haarkleides schwarz; die großen, menschenähnlichen Ohren, das Gesicht, Hände und Füße fleischfarben oder braun. Bereits 1613 durch Purchase von Gambia beschrieben, ist diese Form also die nördlichste und westlichste und die am besten bekannte. Erst durch du Chaillu (1861) wurde eine 2. Form: *A. calvus* du Chaillu entdeckt, deren nackte Teile nicht fleischfarben, sondern schwarz oder dunkelbraun sind, auch ist das Kopfhaar nicht gescheitelt, sondern äußerst sparsam; alte Schimpanse werden aber überhaupt leicht kahlköpfig. Vom Gabun und von Kamerun bekannt, soll nach anderen A. calvus der bereits 1855 von Duvernoy beschriebene *A.* (Troglodytes) *tchego* sein. Aus anderen Gebieten sind dann weitere Formen (schweinfurthi Gigl., leucoprymnus Less. u. a.) beschrieben, die bald als Arten, bald als Unterarten gelten.

Vorgeschichte der Catarrhina.

(Von Prof. **O. Abel**.)

Die ältesten Vertreter von Catarrhinen, die bis heute bekannt geworden sind, treten im unteren Oligocän Ägyptens (in den fluviomarinen Schichten des Fayûm) auf, und obwohl sie einstweilen nur aus Resten des Unterkiefers bekannt sind, gestatten diese doch, wichtige Schlüsse aus ihnen abzuleiten, was die Beziehungen dieser Primaten zu den höher entwickelten Gattungen der Catarrhinen betrifft. Freilich dürfen wir in den näher zu besprechenden Formen nicht die Ahnenformen der Catarrhinen überhaupt erblicken; es ist, namentlich nach den eingehenden Untersuchungen von W. K. Gregory (1920), vielmehr anzunehmen, daß die Abtrennung der Catarrhinen schon viel früher, wahrscheinlich schon im Mitteleocän, von einer bisher unbekannten Gruppe der Tarsioidea erfolgt ist. Wir werden weiter annehmen dürfen, daß das Gebiß dieser ältesten Catarrhinen sich dem Gebißtypus von + Necrolemur ziemlich enge angeschlossen hat.

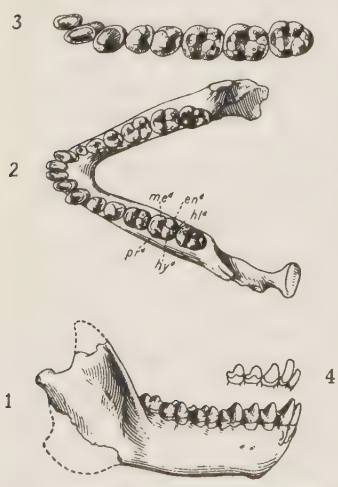


Fig. 562. Parapithecus Fraasi Schlosser, aus dem Unteroligocän des Fayûm, Ägypten. 1 und 2 Unterkiefer, nat. Gr. Nach Schlosser geändert. 3 Unterkieferzähne von oben gesehen, × 3/2. Nach Schlosser. 4 Incisivi, Canini und Praemolares von innen gesehen, nat. Gr. Nach Werth.

Wie wir uns diese ältesten Catarrhinen vorzustellen haben, wird uns einstweilen nur durch den vereinzelt gebliebenen Fund eines Unterkiefers von + Parapithecus Fraasi Schlosser (1911) belegt. Ursprünglich stellte Schlosser für diesen Unterkiefer die Formel auf 1. 1. 3. 3, aber Schwalbe zeigte später (1915), daß die Formel 2. 1. 2. 3 lauten müsse. Der Irrtum Schlossers war dadurch bedingt, daß der untere Canin kleiner ist

als der vor ihm stehende Inzisiv. E. Werth hat (1919) +Parapithecus Fraasi als einen primitiven Menschenaffen erklärt, doch scheint es, nach den letzten Untersuchungen von W. K. Gregory, richtiger zu sein, diesen kleinsten bisher bekannten Catarrhinen zwar als den primitivsten bis jetzt bekannten Angehörigen dieser Familie, nicht aber schon als einen echten Anthropomorphen zu betrachten, obgleich er dem Abzweigungspunkt der Menschenaffen und der Menschen vom Hauptstamm der Catarrhinen sehr nahe zu stehen scheint.

Aus den gleichen Schichten des Fayûm hatte schon 1908 H. F. Osborn ein Unterkieferfragment unter dem Namen +Apidium phiomense beschrieben, das von Schlosser (1911) als der Rest eines Vorläufers der Cercopitheciden bestimmt wurde. Erhalten sind bei dem Rest von +Apidium phiomense die drei Molaren und der letzte Prämolar (P_4), die sich im Baue und der Form der Kronen enge an +Oreopithecus Bambolii Gervais, einem Cercopitheciden aus dem unteren Pliocän des Monte Bamboli, Casteani und Montemassi in Toskana (vielleicht auch, nach Laskarew, in Beßarabien), anschließen. In +*Apidium* sind die Talonide der unteren M größer als die Trigonide, ein primitives Verhalten im Stamme der Primaten; andererseits ist durch die Verlängerung der M in anteroposteriorer Richtung, ferner durch die größere Länge des M_3 gegenüber dem M_2, der Weg in der Richtung gegen die echten Cercopitheciden vorgezeichnet.

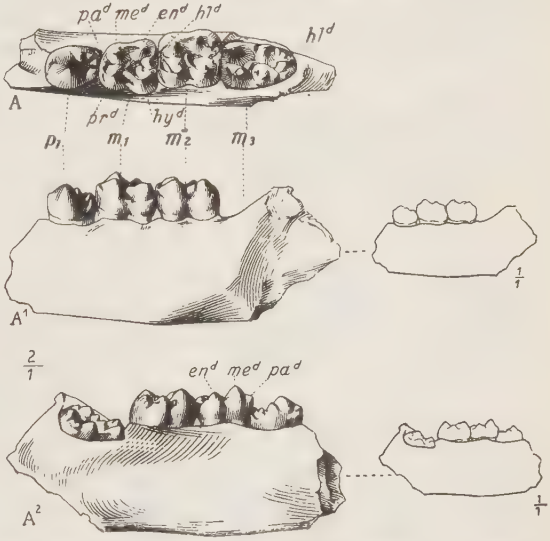


Fig. 563. Fragment eines Unterkiefers von Apidium phiomense Osb. Unteroligocän des Fayûm, Ägypten. A von oben, A^1 von außen, A^2 von innen gesehen. Umrißfiguren nat. Gr., schattierte Figuren doppelte Gr.

In die Verwandtschaft von +Apidium gehört vielleicht der von Schlosser (1911) beschriebene +Moeripithecus Markgrafi, von dem nur ein Unterkieferfragment mit den beiden letzten Molaren vorliegt, das nicht ausreicht, um die systematische und phylogenetische Stellung zu präzisieren. Auch dieser Rest ist in den unteroligocänen Schichten des Fayûm entdeckt worden.

Von weit größerer Wichtigkeit ist jedoch der Unterkiefer von +Propliothecus Haeckeli Schlosser, der aus den gleichen Schichten stammt und der schon von seinem ersten Beschreiber in seiner vollen Bedeutung erkannt wurde: es ist der älteste bisher bekannt gewordene Rest eines echten Anthropomorphen, der sich enge an die aus dem Miocän bereits in größerer

Zahl bekannten Menschenaffen, speziell an die Gibbons, und zwar an +Pliopithecus antiquus Gervais anschließt.

Nach den Darlegungen von W. K. Gregory sind bei der Abzweigung der Anthropomorphen folgende Veränderungen gegenüber dem Ausgangstypus, der uns in gewissem Grade noch durch +Parapithecus repräsentiert wird, vor sich gegangen:

Abgesehen von den mehr und mehr einseitig verlaufenden Anpassungen an die Lokomotion mit überwiegender Inanspruchnahme der Arme weist insbesondere das Gebiß bestimmte Änderungen auf, die in den oberen Molaren darin bestehen, daß der ursprünglich dreihöckerige (trituberkuläre) Zahn durch die Entwicklung eines immer mehr anwachsenden Hypocons vierhöckerig wird (der Zubau erfolgt an der hinteren Innenecke des Molaren). Das große Hypoconulid, von geringer systematischer Bedeutung bei den Cercopitheciden, wird bei den Anthropomorphen beibehalten und ist hier immer gut entwickelt. Die unteren Molaren der Anthropomorphen sind fünfhöckerig: Proto-, Meta-, Hypo- und Entoconid, wozu noch am Hinterrande des Zahnes, aus dem aus dem Cingulum hervorgegangenen Talonid sich entwickelnd, das Hypoconulid (= Mesoconid) tritt. Ursprünglich genau in der Mitte des Hinterrandes des unteren Molaren gelegen, verschiebt sich das Hypoconulid im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Anthropomorphen mehr und mehr gegen die Außen- oder Buccalseite des Zahnes. Die hinteren unteren Prämolaren erreichen eine ausgesprochen zweispitzige Form, aber die vorderen Prämolaren bekommen in allen Stammeslinien, in denen sich die oberen Caninen verstärken, eine schiefe Gleitfläche, die mit der hinteren und inneren Gleitfläche des oberen Canins in Verbindung tritt. Die oberen Eckzähne werden besonders bei den Männchen im Stamme der Anthropomorphen verstärkt und hauerartig, aber die unteren bleiben schwach. Die mittleren oberen Schneidezähne werden mehr weniger verstärkt, erhalten scharfe Schneiden und weisen oft eine hintere zentrale Leiste und ein Basalband auf. Die Kronen der oberen Schneidezähne erscheinen oft mehr weniger gebogen, in Verbindung mit der Ausbildung der Prognathie und der Art des Übergreifens über die unteren Schneidezähne. Die Zahnbögen sind oft an ihrem Vorderende stark verbreitert bei jenen Anthropomorphen, deren Caninen stark vergrößert erscheinen. Die Nahrung der Anthropomorphen scheint, nach den Merkmalen des Gebisses zu schließen, schon sehr frühzeitig hauptsächlich aus Früchten, aber doch nicht ausschließlich, bestanden zu haben. Insekten, junge Vögel u. dgl. haben wahrscheinlich einen wesentlichen Anteil der Nahrung gebildet. In manchen Stammeslinien, wie bei den Orang-Utans, sind dagegen die Anpassungen an die frugivore Nahrungsweise stärker

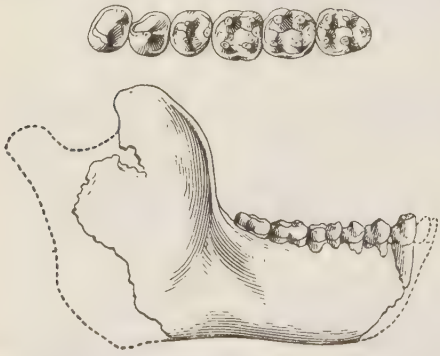


Fig. 564. Unterkiefer von Propliopithecus Haeckeli Schlosser. Aus dem Unteroligocän des Fayûm, Ägypten; nat. Gr. Linke Unterkieferzähne (C bis M_3) von oben $\times 3/2$. Nach Schlosser.

ausgesprochen, wie die Ausbildung der vielen sekundären Rillen auf der Oberfläche der Backenzahnkronen beweist. W. Marinelli (persönliche Mitteilung) beobachtete eine auffallende Ähnlichkeit dieser Backenzahnspezialisationen zwischen Orang-Utans und ausgesprochen herbivoren Bären, z. B. dem +Höhlenbären.

+Propliopithecus Haeckeli erweist sich in seiner Dentition zwar als ein echter Anthropomorphe, verhält sich aber in diesem Rahmen durchaus primitiv. Die unteren Caninen sind noch nicht stark vergrößert und die vorderen Prämolaren schließen sich in ihrer Form noch mehr an jene von +Parapithecus an. Da der allgemeine Charakter der Backenzähne mit dem der modernen Siamangs (Gibbons) durchaus übereinstimmt, dürfen wir mit Gregory den Analogieschluß auf das Verhalten der unteren zu den (unbekannten) oberen Caninen ziehen und feststellen, daß die letzteren keinesfalls so stark wie bei den lebenden Gibbons und bei dem miocänen +Pliopithecus ausgebildet gewesen sein können. Die Zahnbögen waren kürzer und konvergierten stärker nach vorne als bei den lebenden Gibbons. Das Gesicht muß daher kürzer gewesen sein als bei Hylobates, und da die Zähne von +Propliopithecus viel steiler standen als bei Hylobates, so kann auch keine sehr ausgesprochene Prognathie vorhanden gewesen sein. Diese Feststellung ist deswegen von großer Wichtigkeit, weil dadurch die Frage nach den Beziehungen zwischen Propliopithecus und den Hominiden in eine schärfere Beleuchtung rückt und es als durchaus nicht unmöglich erscheint, daß wir in dieser Gattung aus dem Unteroligocän Ägyptens einen Anthropomorphen vor uns haben, der der Stammgruppe der Gibbons ebenso nahesteht wie jener des +Dryopithecus und der Hominiden, die den Schimpansen näher stehen als den Orang-Utans, noch näher aber den Gorillas (s. unten).

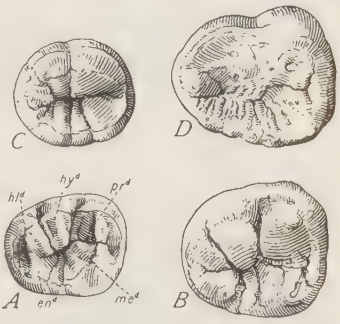


Fig. 565. Zur Vergleichung des linken dritten unteren Molaren. A Von Dryopithecus rhenanus; B Dr. darwini; C von einem Buschmann; D von Orang. $\times 3/2$. Nach Gregory; A und B nach Photographien von Abel.

Erst im mittleren Miocän Europas und Ost-Indiens treten uns wieder Reste von Catarrhinen entgegen, die bisher ohne Ausnahme dem Stamme der Menschenaffen zuzuzählen sind, während aus den anderen Stämmen der altweltlichen Affen aus dieser Zeit noch keine fossilen Vertreter bekannt sind. Auch die in den letzten Jahren in den miocänen Mogharaschichten Ägyptens gefundenen Affenreste (+Prohylobates Tandyi und ?+Dryopithecus mogharensis) gehören zum Kreise der Anthropomorphen.

Unter den miocänen Menschenaffen Europas ist +Pliopithecus antiquus Gervais in seiner systematischen Stellung vollständig aufgeklärt: es war ein echter Gibbon, der die Wälder Mittel-Europas, wie es scheint, nicht gerade selten bewohnte. Die wichtigsten Reste aus dieser Zeit verteilen sich auf die Gattungen +*Dryopithecus* Lart., +*Sivapithecus* Pilgr. und +*Palaeosimia* Pilgr. Zu diesen tritt noch die einstweilen nur durch einen einzigen oberen Molaren bekannte Gattung +*Griphopithecus*, die Abel aus den miocänen Strandsanden des Wiener Beckens beschrieb, die

wahrscheinlich in die Nähe der Gattung +Dryopithecus gehört. Vor kurzem ist ein Gibbon im Unterpliocän Chinas gefunden worden (+Pliopithecus posthumus Schlosser 1924).

Am besten bekannt ist +Dryopithecus, von dem mehrere Unterkieferfragmente und zahlreiche vereinzelte Backenzähne aus den miocänen Ablagerungen Europas, Ägyptens und Süd-Asiens sowie aus unterpliocänen Schichten Süd-Asiens und Europas vorliegen. Aus dem Miocän Europas sind beschrieben: +D. Fontani Lartet, +D. Darwini Abel; aus dem Miocän Ägyptens +D. mogharensis; aus dem Miocän Ost-Indiens +D. punjabicus Pilgrim,

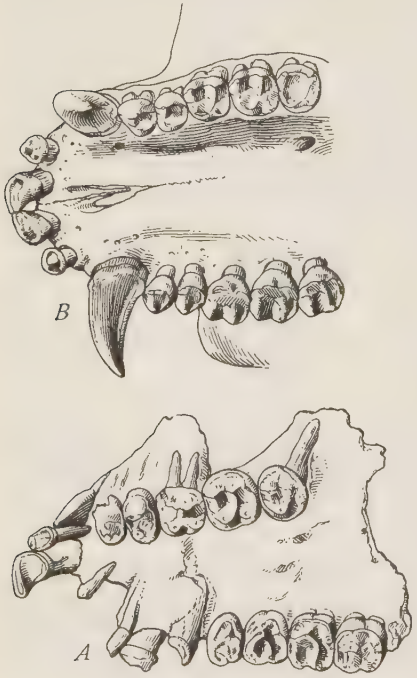


Fig. 566.

Fig. 567.

Fig. 566. A Gaumendach mit den Zähnen von Pliopithecus antiquus Gerv., aus dem Miocän von Göriach in Steiermark, nach A. Hofmann. B Die entsprechenden Teile von Hylobates lar L., lebend auf der malayischen Halbinsel und in Tenasserim. — Der Vergleich beider Figuren zeigt die nahe Verwandtschaft beider Arten.

Fig. 567. Unterkiefer von Dryopithecus Fontani Lartet, aus dem mittleren Miocän von St. Gaudens, Haute Garonne, Frankreich. ½ nat. Gr. Unterkiefer von links und von oben gesehen. Nach A. Gaudry.

D. chinjiensis Pilgrim und D. Pilgrimi Brown, Greg. et Hellman; aus dem Unterpliocän Europas +D. germanicus Abel und +D. Fontani Lart.; aus dem Unterpliocän Ost-Indiens (Mittlere Siwalikschichten) +D. giganteus Pilgrim, +D. Cautleyi Brown, Greg. et Hellm., und +D. Frickae Brown, Greg. et Hellm. +D. giganteus erreichte an Größe, soweit nach dem einzigen bis jetzt beschriebenen Molaren ein Urteil gestattet ist, beinahe den Orang-Utan.

Die wichtigsten Merkmale des Gebisses von +Dryopithecus liegen in der im allgemeinen sehr schwachen oder ganz fehlenden Skulptur de

Molarenschmelzes; davon macht nur +D. Darwini Abel eine Ausnahme, weshalb Gregory die Vermutung ausspricht, daß diese Art der Vertreter einer zwar mit +Dryopithecus nahe verwandten, aber doch von dieser abzutrennenden Gattung sein könnte. Der Bau der Kronenhöcker ist primitiver als bei den modernen großen Menschenaffen; das Gleiche gilt für die Kürze der Unterkiefersymphyse. +D. chinjiensis weist in der Gestalt des unteren M_3 Beziehungen zum Gorilla und gewissen Menschenzähnen auf (er hat den „sechsten" Höcker). Diese Art steht in der Nähe der Gorillalinie [Gregory]. Die Molaren des +D. germanicus Abel (früher als +D. rhenanus bezeichnet, da sie irrtümlich mit +Paedopithex rhenanus zu einer Species vereinigt worden waren) stehen dem „Piltdown-Unterkiefer" (+Pan vetus Miller) und den modernen Schimpansen außerordentlich nahe.

Von den beiden Arten +Neopithecus Brancoi Schlosser und +Griphopithecus Suessi Abel, die erstere aus den (? unterpliocänen) Bohnerzen der Schwäbischen Alb, die zweite aus den miocänen Strandsanden des Wiener Beckens, sind nur je ein isolierter Molar bekannt. +Neopithecus fällt durch die ungewöhnliche Längenausdehnung des Molaren auf.

Außer den bisher genannten Menschenaffenresten aus dem Neogen Europas, Afrikas und Asiens sind noch die Gattungen +*Sivapithecus*, +*Palaeopithecus* und +*Palaeosimia* zu nennen.

+*Palaeopithecus* Lydekker der Dhok-Pathan-Zone der mittleren Siwalikbildungen Ost-Indiens (Unterpliocän) mit einer Art (+P. sivalensis) erinnert im Baue seiner oberen Molaren an den Gorilla, ist aber in mancher Hinsicht primitiver. Daneben bestehen jedoch Übereinstimmungen mit primitiven Menschenrassen.

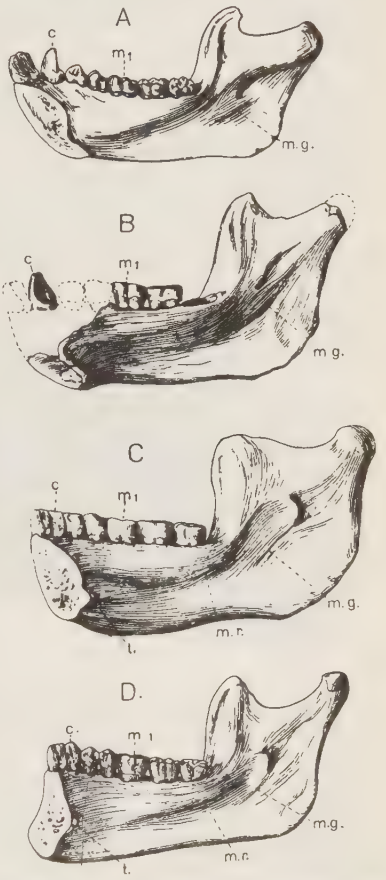


Fig. 568. Rechter Unterkiefer von innen von A Schimpanse; B Eoanthropus Dawsoni von Piltdown England; C Homo heidelbergensis; D moderner Mensch. ½ nat. Gr. Nach Smith Woodward. *mg* Mylohyoide Grube; *mr* Mylohyoide Leiste; *t* Tuberculum geniale. Aus Gregory (1922).

+Palaeosimia rugosidens Pilgrim ist in der Chinji-Zone (Obermiocän) der Siwalikbildungen (Lower Siwaliks) gefunden worden. Obwohl nur ein isolierter oberer Molar vorliegt, so genügt dieser doch, um enge Beziehungen zum Orang-Utan festzustellen, der zuerst fossil in den Upper Siwaliks (Oberpliocän Ost-Indiens) durch einen Unterkiefer belegt ist.

+Sivapithecus indicus Pilgrim aus den Lower Siwaliks von Chinji (Obermiocän Ost-Indiens) ist darum (nach Gregory, 1920) besonders bemerkenswert, weil er einerseits wegen der durchaus affenartigen Ausbildung der Eckzähne und vorderen Prämolaren nicht in engere Beziehungen zu den modernen Hominiden gebracht werden darf, aber andererseits dem Spezialisationsgrade entspricht, den wir für die mitteltertiären Menschenahnen annehmen müssen. Besonders hervorzuheben ist der Längen-Breitenindex der unteren Backenzähne von +Sivapithecus, der mit dem der Menschenzähne mehr übereinstimmt, als dies bei irgendeinem anderen fossilen oder lebenden Anthropomorphen der Fall ist.

Der in den letzten Jahren viel umstrittene Unterkiefer, der in Schottern wahrscheinlich plistocänen Alters bei Piltdown in England gefunden worden ist, der sogenannte „Piltdown-Unterkiefer", ist von Gerrit S. Miller (1915) als +Pan vetus bezeichnet und als ein sehr naher Verwandter des Schimpansen bestimmt worden. Da neben diesem Unterkiefer Reste eines menschlichen Schädels gefunden worden sind, wurde dieser in Verbindung mit

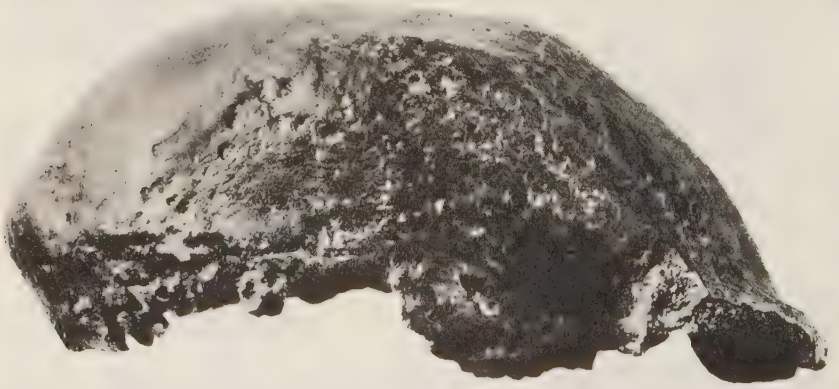


Fig. 569. Schädeldach von Pithecanthropus erectus, von rechts gesehen; ungefähr $^2/_3$ nat. Gr. Nach E. Dubois.

dem Unterkiefer gebracht und beide zusammen als +Eoanthropus Dawsoni von A. Smith Woodward beschrieben.

Der berühmte +Pithecanthropus erectus Dubois aus den oberpliocänen Tuffen am Kendengflusse in Java umfaßt ein Schädeldach von Gibboncharakter, ein menschenähnliches Femur von ganz modernem Charakter und mehrere Zähne, die einen hohen Grad von Menschenähnlichkeit aufweisen. Die oft aufgeworfene Frage, ob die genannten Reste wirklich zu einem Individuum oder selbst zu ein und derselben Art gehören, ist noch immer nicht einwandfrei beantwortet. Falls sie wirklich zusammengehören sollten, würde sich +Pithecanthropus erectus als ein Angehöriger eines Seitenastes der Anthropomorphen darstellen, der vielleicht, wie Gregory 1920 ausführt, aus der Stammgruppe des +Dryopithecus stammt und bei dem Vordringen höher entwickelter Primaten nach dem indomalayischen Archipel abgedrängt worden ist. In dem früher (1916) von W. K. Gregory entworfenen Stammbaum nimmt +Pithecanthropus seinen Platz unter den Hominiden ein, und wird von H. F. Osborn (1927, 1928) „as a case of arrested development, of a very primitive type, possibly

related to the Neanderthal stock" betrachtet. Dies würde übereinstimmen mit dem neuesten Resultat (1924) von E. Dubois, daß +Pithecanthropus als ein Mitglied, aber als eigenes Genus der Familie der Hominidae anzusehen sei. Dafür spräche auch der endocraniale Abguß, der so deutlich einen primitiven menschlichen Charakter zeigt.

Bis vor wenigen Jahren waren aus Nord-Amerika und Süd-Amerika keine fossilen Catarrhinen bekannt. Da jedoch im unteren Pliocän der westlichen Staaten Nord-Amerikas sichere Anzeichen für eine Einwanderung verschiedener Säugetiertypen asiatischer Herkunft bekannt geworden waren, so schien es vom theoretischen Gesichtspunkte aus möglich, daß eines Tages in diesen Bildungen auch ein Angehöriger der Catarrhinen gefunden werden könnte. Diese Erwartung schien durch den Fund eines Molaren in den unterpliocänen Snake Creek Beds durch Harold J. Cook (1922) erfüllt zu sein und H. F. Osborn beschrieb denselben als +Hesperopithecus Haroldcooki. Weitere Untersuchungen von W. K. Gregory, M. Hellman und G. S. Miller (1923) bestätigten die Bestimmung dieses Zahnes als den eines Anthropomorphen, doch ist durch neuere, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen über diesen Rest sowie durch neue Funde aus dem Jahre 1925, diese Bestimmung zweifelhaft geworden, weshalb eine Entscheidung darüber noch nicht möglich ist.

Im Unterpliocän von Eppelsheim bei Mainz ist schon vor einem Jahrhundert das Femur eines Anthropomorphen gefunden worden, das anfangs als der Oberschenkelknochen eines 11jährigen Mädchens gedeutet, später aber als der eines fossilen Anthropomorphen erkannt wurde. Er erhielt die Namen +*Paedopithex* von Pohlig und +*Pliohylobates* von Dubois. Die wesentlichen Merkmale dieses Oberschenkelknochens stimmen mit denen der Gibbons überein. Schlosser vereinigte +Paedopithex rhenanus Pohlig mit den Backenzähnen aus den Bohnerzen der Schwäbischen Alb zu +Dryopithecus rhenanus Pohlig spec., doch liegt für eine solche Vereinigung kein zwingender Grund vor, da das Femur von +Dryopithecus ebenso unbekannt ist wie die Zähne von +Paedopithex.

Fig. 570. Unterkieferfragment von Pithecanthropus erectus. $^1/_1$. Nach E. Dubois.

Die übrigen Angehörigen des Affenstammes, die unter dem Familienbegriff der Cercopithecidae zusammengefaßt werden, umfassen die Meerkatzen, Husarenaffen, Mangaben, Makaken, Schweinsaffen, Stummelaffen und Schlankaffen. Meist werden die Stummelaffen und Schlankaffen unter dem Begriffe der Unterfamilie der Colobinae oder Semnopithecinae zusammengefaßt, alle übrigen in der Unterfamilie der Cercopithecinae. Die ältesten Vertreter der Cercopitheciden sind erst aus dem Pliocän Europas (Unterpliocän Toskanas) bekannt (+Oreopithecus Bambolii Gervais). Schwalbe, der +Oreopithecus sehr eingehend untersucht hat (1915), betrachtete ihn mit Rücksicht auf mehrere abweichende Merkmale, namentlich im Gebiß, als den Vertreter einer ausgestorbenen Familie +Oreopithecidae. Hingegen hat Gregory (1920) geltend gemacht, daß die Unter-

schiede von +Oreopithecus von den übrigen Cercopitheciden nicht zu einer systematischen Abtrennung einer eigenen Familie berechtigen und daß +Oreopithecus im Rahmen der Cercopitheciden belassen werden kann.

Im unteren Pliocän sind Reste von Cercopitheciden in Europa und Ost-Asien wiederholt gefunden worden; in Pikermi (Griechenland) ist +Mesopithecus pentelicus Wagn. nicht allzu selten und dieselbe Art ist auch aus Ungarn, Südrußland und Persien aus gleich alten Schichten bekannt geworden.

Die noch lebende Gattung Semnopithecus F. Cuv. (Pithecus Geoffr. et Cuv.) ist im Pliocän Europas durch +S. monspessulanus Gervais und in den oberpliocänen Siwalikbildungen Indiens durch +S. (Presbytis) palaeindicus Lydekker vertreten. Zur Gattung Semnopithecus ist vielleicht eine als +S. asnoti Pilgrim beschriebene Art aus den unteren Siwalik-

Fig. 571. Mesopithecus pentelicus. Unterpliocän von Pikermi. Etwa $^1/_8$ nat. Gr. Nach A. Gaudry.

schichten (Dhok Pathan Zone) zu stellen, während +Papio Falconeri Lyd. und +Papio subhimalayanus Meyer aus den oberen Siwalikschichten als echte Paviane zu bezeichnen sind. In Höhlen Ost-Indiens mit Einschlüssen plistocäner Säugetiere ist Presbytis entellus bekannt geworden, im Pliocän Chinas +Procynocephalus Wimani Schlosser (1924).

Von Pavianen liegen auch aus Afrika (Ägypten und Algier) pliocäne Reste vor.

Daß die sich an die lebende Gattung Semnopithecus anschließenden Cercopitheciden im Pliocän weiter verbreitet waren, beweisen Funde eines Affen (+Dolichopithecus ruscinensis Depéret) im Pliocän Frankreichs (Schnauze länger, Gliedmaßen kürzer und stärker als bei Semnopithecus s. s.) und von zwei in dieselbe Verwandtschaft gehörenden Affen im Mittelpliocän Ägyptens, von denen +Libypithecus Markgrafi

Stromer am besten bekannt ist. Die Gattung Macacus ist im Pliocän Europas (+M. priscus Gervais in Frankreich, +M. [Aulaxinuus] florentinus Cocchi in Ober-Italien), im Pliocän Ost-Indiens (+M. sivalensis Lydekker), ferner im Plistocän Europas (Deutschland, Ungarn, England, Frankreich, Sardinien), im Plistocän Algiers und endlich auch im Plistocän Javas (+M. (Inuus) nemestrinus var. saradana Deninger), neuestens auch im Pliocän Chinas (+M. Anderssoni Schloss.) gefunden worden.

Die genannten jungtertiären Formen schließen sich enge an die lebenden Formen an und geben keinen Aufschluß über die Entstehung dieser Familie, die wahrscheinlich ebenso wie die übrigen Primaten asiatischer Herkunft ist und ihre ehemalige Heimat später verlassen zu haben und in periphere Gebiete ausgewandert zu sein scheint als die Anthropomorphen, die weit mehr an ein warmes Klima gebunden sind als die Cercopitheciden. Daß die Entstehung der Cercopitheciden in das Alttertiär fallen muß, wird durch den Fund des früher besprochenen kleinen +Apidium phiomense Osborn im Unteroligocän des Fayûm bewiesen, der bisher den einzigen bekannten Vorläufer des Cercopithecidenstammes aus der Alttertiärzeit darstellt.

Fig. 572 a.

Fig. 572 b.

Fig. 572. Schädel von Libypithecus Markgrafi aus dem Mittelpliocän des Natrontales in Ägypten. $^3/_4$ nat. Gr. Nach E. von Stromer, 1913.

Im Jahre 1924 wurde in einem Steinbruche bei Taungs, nördlich von Kimberley (Betschuanaland, Süd-Afrika) der Schädel eines jugendlichen Anthropomorphen entdeckt, den R. H. Dart (1925 und 1926) als +Australopithecus africanus beschrieb. Der Fund, der zuerst außerordentliches Aufsehen erregte, da die ersten Untersuchungen für eine ausgesprochene Zwischenstellung dieses Primaten zwischen den Anthropomorphen und den Hominiden zu sprechen schienen, wurde in einer zu Kalkstein verhärteten Höhlenausfüllung gemacht und war von einer großen Zahl anderer Knochenreste begleitet, darunter einer Anzahl von Schädeln von Pavianen, zerbrochenen Knochen verschiedener recenter Säugetiere usw. Zweifellos

ist die Bedeutung des Fundes weit überschätzt worden, denn es scheint sich in + Australopithecus um nichts anderes als um den Schädel eines jugendlichen Gorilla zu handeln, der ja bekanntlich in manchen Beziehungen eine viel größere Menschenähnlichkeit aufweist als dies bei dem Schädel eines erwachsenen Gorilla oder Schimpansen der Fall ist. Genauere Vergleiche haben später bestätigt, daß von einer solchen Zwischenstellung, wie sie zuerst vermutet worden war, also von einer direkten Vorfahrenform des Menschen, bei + Australopithecus keine Rede sein kann. Überhaupt dürfen wir nur aus Zentralasien Funde von fossilen Primaten aus tertiären Ablagerungen erhoffen, die uns über die Abstammung des Menschen und den Zeitpunkt seiner Entstehung Aufschlüsse in Gestalt paläontologischer

Fig. 573. Geologische Folge und vorläufige Phylogenie der Catarrhina nach der Auffassung von Gregory (1916 und 1920).
~~~ in Asien. ..... in Afrika. ——— in Europa gefunden.

Dokumente erbringen können. Vom rein morphologischen Standpunkte aus ist die Frage nach dem Grade der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den lebenden und fossilen Menschenaffen einerseits und den Hominiden andererseits als in den Grundzügen geklärt zu betrachten; der von W. K. Gregory entworfene Stammbaum der höheren Primaten bringt die Anschauungen über diese Frage, nach den letzten Untersuchungsergebnissen, am besten zum Ausdrucke.
~~~

Schlußwort.

Wenn wir zum Schluß einen Rückblick auf den Inhalt der beiden Bände dieses Werkes werfen und ihn mit dem der ersten Auflage vergleichen, so ergibt sich ungesucht ein Bild vom Fortschritt unserer Kenntnis auf dem Gebiet der Mammalogie während der letzten 25 Jahre.

Zunächst hat sich ihr anatomischer Teil allseitig vertieft; am auffälligsten wohl was Bau und Funktion des Gehirns, des vegetativen Nervensystems, ferner die Sinnesorgane des Nervus octavus, die Organe des Raumsinnes sowie die Organe der inneren Ausscheidung anlangt. Auch wurde seitdem neues Licht geworfen auf manche strittige Punkte in der Osteologie, im Gebiß, in der Lehre von den Geschlechtsorganen und der Placentation u. a. m.

Weit umfangreicher sind die Fortschritte in der Systematik der Säugetiere. Quantitativ am auffälligsten durch die Ergebnisse zahlreicher Expeditionen und durch eingehende faunistische Untersuchungen, wodurch zahlreiche neue Arten bekannt wurden. Ihre Zahl stieg ins Ungeheure durch die von manchen Autoren geübte Spaltung derselben in niedrigere systematische Kategorien. — Wichtige Bereicherung und Vertiefung wurde hierdurch auch der Zoogeographie der Mammalia zuteil.

Viel wertvoller war die Befruchtung, welche die Systematik auch der recenten Säugetiere durch die schnell anwachsende Kenntnis von vorzeitlichen Mammalia erfuhr. Neue Funde in bisher unberührten Gebieten in Nord-Amerika, in Ägypten, in Zentral-Asien und anderwärts bereicherten in ungekannter Weise den Schatz unseres Wissens. Sachkundig untersucht, auch im Lichte der Paläobiologie wie sie namentlich durch Dollo und Abel geübt wurde, gewährte das stets sich mehrende paläontologische Material phylogenetische Ausblicke, die ungekanntes Licht auf die Genealogie der Säugetierstämme warfen und damit auch auf die Vorgeschichte der derzeitigen Säuger.

Daß verschiedene dieser Stämme weiter zurückreichen als man früher annahm, ist ein Ergebnis der neueren Zeit. Vor 25 Jahren galt noch das Dogma, daß zur Zeit der oberen Kreide, also gleichzeitig mit den letzten Dinosauria, nur erst + Multituberculata aus der Familie der + Plagiaulacidae, sowie Marsupialia zur Ausbildung gekommen seien.

Seitdem hat man aber aus eben dieser Zeit in Nord-Amerika in + Gypsonyctops einen monodelphen Säuger kennengelernt, der wahrscheinlich den + Leptictidae, einer eocänen und oligocänen Familie der Insectivora, angehört sowie aus den obercretaceischen Djadochtha-Schichten der Mongolei vier weitere Genera, die als eigene Familien einem insectivoren-creodonten Stamme angehören sollen.

Damit dürfen wir mit größerer Sicherheit als früher genetischen Beziehungen nachspüren zwischen den mesozoischen Säugern, wie sie uns aus dem Jura und der Kreide als + Triconodonta in weiterem Sinne, besser noch als + Tituberculata (Pantotheria) bekannt sind und ihren paleocänen und eocänen Nachfolgern sowie den Stämmen heutiger Monodelphia. Wenn man diese jurassischen Tiere neuerdings meist den Monodelphia zurechnet, so kann das derzeit doch nur in der Weise geschehen, daß man sie als Mammalia betrachtet, die an der Wurzel des Stammes standen, aus dem sich Insectivora und Creodonta entwickelten.

Aber auch aus der Trias sind vereinzelte kleinste Unterkiefer und lose Zähnchen bekannt, die unter dem Sammelnamen + Protodonta meist als primitiven Säugern angehörig gedeutet werden. Außer der Zweiwurzeligkeit der Backenzähne ist zur Zeit für diese Bewertung nur noch die unsichere Annahme ins Feld zu führen, daß der Unterkiefer aus einem einzelnen Stücke, dem Dentale, bestand; daß also sein Kiefergelenk nach Art der Säuger eine Squamoso-dentales gewesen sei.

Hiermit wäre der Anfang der Mammalia bereits in die Jura-Zeit verlegt. Diese wichtige Erkenntnis gibt uns aber keine Antwort auf die Frage wie diese ältesten Vertreter derselben beschaffen waren; ebensowenig auf die Frage nach ihrem Ursprung.

Hinsichtlich letzterer Frage kann der Standpunkt, den wir in der 1. Auflage einnahmen, mit geringen Ergänzungen gehandhabt bleiben.

Wie häufig diese Frage bereits gestellt wurde, davon zeugt die stattliche Zahl von Schriften am Ende unseres Literaturverzeichnisses. Sie und viele andere suchten nach einer Antwort, die aber für die verschiedenen Verfasser sehr verschieden ausfiel. Einigkeit herrscht wohl nur insoweit, als man die Vorfahren weder bei recenten Reptilien noch bei recenten Amphibien sucht. Damit sind bei der Unvollständigkeit der derzeitigen paläontologischen Daten subjektiver Ansicht und Hypothesen Tür und und Tor geöffnet.

Nach dem einen sollen die Vorfahren unter den Anomodontia zu suchen sein, nach anderen unter nicht näher bezeichneten „ältesten" Amphibien. Wieder andere führen sie auf „Sauro-Mammalia" zurück, die Anomodontia (Theromorpha) und Mammalia entstehen ließen, oder auf amphibienartige Vorfahren, aus denen als selbständiger Seitenzweig auch die Sauropsida hervorgingen.

Da dasselbe Tatsachenmaterial zu so verschiedenen Schlüssen führte, sollte man meinen, daß es nach Umfang und Inhalt für die Beantwortung unserer Frage noch nicht genüge und weitere Ausdehnung und Vertiefung längs paläontologischem und vergleichend-anatomischem Wege heische.

Nehmen wir im Anschluß an das auf S. 3 und 39 Gesagte an, daß die Monodelphia und Marsupialia enger zusammengehören, setzen wir ferner voraus, daß sie mit den mehr abseits stehenden Monotremata an ihrer Wurzel zusammenhängen, so sind wir damit für die monophyletische Entstehung der Mammalia eingetreten. Damit ist uns dann aber auch die Aufgabe gestellt, diese Vorfahren, die wir mit Haeckel Promammalia nennen können, spätestens in triassischer Zeit zu suchen.

Es ist vielleicht gestattet, uns ein Bild dieser Ursäuger zu entwerfen. Dafür etwa die heutigen Monotremata als Vorbild zu gebrauchen ist unstatthaft, da diese durch ihre Lebensweise hochgradig spezialisierte und in mancher Hinsicht degenerierte Tiere sind.

Vermutlich waren diese Ursäuger sehr kleine, insectivore Tiere mit verlängertem Gesichtsschädel und noch wenig umfangreichem Hirnschädel. Dessen occipitaler Abschnitt wies noch als Überrest des großen posttemporalen Fensters des Reptilienschädels einen Temporalkanal in der squamosalen Wurzel des Jochbogens auf. Daneben ein Interparietale (Postparietale) sowie ein Paar lateraler Tabularia: Homologa also der gleichen Knochen bei Anomodontia, die bei höheren Säugetieren in die Squama occipitalis aufgehen. Das Hinterhaupt erfuhr hierdurch Abrundung; ein Sagittalkamm fehlte. An der Bildung der Hinterhaupts-Condyli beteiligten sich Basi- und Exoccipitale. Das Parietale war groß, das Squamosum und Mastoid klein, das Tympanicum ringförmig ohne äußeren Gehörgang und ohne Bulla ossea; die Cochlea nicht gewunden. Die Temporalgrube war in weitester Verbindung mit der Orbita, auch fehlten Processus postorbitales. Sie war nach Art des synapsiden Typus der Theromorpha nur durch einen, vermutlich zierlichen Jochbogen überspannt, der aus einem Fortsatz des Squamosum und aus dem Jugale bestand. Letzteres stieß an den mittelgroßen facialen Teil des Lacrymale, das an das umfangreiche Nasale grenzte. Es begrenzte, zusammen mit dem Intermaxillare und mit dem zwischen ihnen gelagerten Septomaxillare (Os nariale), das endständige Nasenloch.

Die Wirbelsäule mit etwa 20 Thoraco-Lumbalwirbeln hatte Intercentra und einen langen Schwanz, der aber zurückging in dem Maße, als der Körper sich über dem Boden erhob. Letzteres geschah durch Verlängerung der Extremitäten. Die vorderen artikulierten mit einer schmalen Scapula, der eine Spina fehlte und die durch ein freies Coracoid mit dem Sternum verbunden war. Der Humerus hatte wohl eine Crista deltoidea und wahrscheinlich ein Foramen entepicondyloideum. Das Ilium war schmal, das Femur ohne Trochanter tertius. Beutelknochen waren wohl nur knorpelig (Epipubis) vertreten. Im übrigen waren Hand und Fuß pentadactyl, plantigrad, unguiculat, die Zahl der Phalangen 2, 3, 3, 3, 3; ein Centrale carpi vorhanden.

Im kleinen Gehirn waren die Hemisphären glatt, ohne Corpus callosum und so kurz, daß Cerebellum und Corpora quadrigemina bloß lagen; das Rhinencephalon aber begann in Ausdehnung zuzunehmen. Drei, höchstens fünf Ethmoturbinalia waren vorhanden, der Schädel nicht pneumatisiert und das Auge klein. Gegenüber der fleischigen, beweglichen Zunge trug der Gaumen Gaumenleisten. Im Gebiß, das erst späten Wechsel erfuhr, hatten die hinteren Zähne dreispitzige Kronen differenziert. Auf den einfachen Magen folgte ein kurzer Darmkanal, der ohne Flexura duodenojejunalis an einem einfachen Mesenterium commune hing. Namentlich das Colon war kurz, ohne Schlinge, das Coecum klein, dem Darm parallel. Letzterer mündete durch ein Kloake aus, zusammen mit dem Urogenitalapparat, von dessen Wesen der gleiche Apparat der Monotremen wohl eine Vorstellung geben kann.

Vermutlich war die Epiglottis niedrig und nahm noch leicht die Lage vor dem Velum an; das Thyreoid bestand aus zwei Knorpelpaaren.

Die solchergestalt flüchtig charakterisierten, vielleicht ovoviviparen, kleinen Ursäuger stammten von Vorfahren ab, die nach unserer persönlichen Auffassung etwa kleinste insectivore anomodonte Reptilien waren, die aber allerdings noch nicht gefunden sind. Wir geben daher gerne zu, daß eine andere Auffassung vielleicht ebensoviel Berechtigung hat.

Wir dürfen aber annehmen, daß diesen Wesen, wollten sie Säugetiere werden, die Tendenz innewohnen mußte, zunächst ihr Geruchsorgan und damit ihr Gehirn weiter auszubilden. Ihr Schädel wurde dabei aus einem tropidobasischen, mit deutlichem Septum interorbitale unter Rückbildung des letzteren zu einem platybasischen, und zwar unter Einfluß des Wachstums des für Mammalia so charakteristischen peripheren Geruchsorgans und korrelativ damit des Rhinencephalon, wodurch das Gehirn zu einem olfaktorischen wurde. Hiermit in kausalem Zusammenhang entstanden eingreifende Umbildungen im Vorderschädel, und zwar Ausdehnung der Nasenhöhlen nach hinten und zwischen die Orbitae, Bildung des für Mammalia charakteristischen sekundären Gaumens und seiner Weichteile unter Größenzunahme des Gaumenteils der Intermaxillaria und Maxillaria. Hierdurch war der Raum gegeben, auf dem sich, auf der Basis der inzwischen zweiwurzelig gewordenen Backenzähne, deren Krone sich vergrößern und in vielseitiger Komplikation sich entfalten konnte. Unter gleichzeitiger Ausbildung des squamoso-dentalen Kiefergelenkes, das sich aus einem ursprünglichen Ginglymus ebenfalls funktionell weiter differenzierte, entstand solchergestalt eine den Säugetieren eigene Vervollkommnung des Kauapparates. Damit war die Säugetierwerdung eingeleitet und der Weg eingeschlagen, der stets weiter von den Reptilien wegführte.

Im ersten Bande wurde auf S. 265 und 269 der tiefgreifende Einfluß der Verbesserung der Kaufunktion auf den Organismus angedeutet. Daneben auch wie die Differenzierung des Gebisses diesen neuentstandenen Säugern das Pflanzenreich als Nahrungsquelle zugänglich machte: eine Vorratsscheuer, die Amphibien und Reptilien verschlossen war. Ursprünglich waren ja wie diese auch die Säuger nur auf insectivore und carnivore Diät angewiesen. Weiterhin konnten sie aber bei zunehmender Differenzierung des Gebisses, je nach dem Bau der Zähne und der korrelativen Änderung der Funktionsmöglichkeiten des Kiefergelenkes, — dank sei der Fähigkeit, die Nahrung kauend zu zerkleinern — sich von weichen oder harten Pflanzenteilen, von Sämereien und unterirdischen Wurzeln und Knollen ernähren. Damit standen ihnen die Gebiete der Erde, verschieden nach Klima, Pflanzendecke und Ernährungsmöglichkeiten offen und war der Anstoß gegeben zu ihrer vielseitigen Differenzierung.

Wie bereits in der 1. Auflage angedeutet und wie neuerdings durch Döderlein in geistreicher Weise ausgeführt, gab aber im Anfang die Ausbildung der soeben angedeuteten mechanischen Hilfsmittel zur besseren Vorbereitung der Nahrung zur Verdauung und Ausnutzung den Anlaß zur ihrer Entstehung. An Stelle der prämammalen Poltophagie trat die mammale Psomophagie gleichzeitig mit der Differenzierung des Kauapparates, die sie forderte. Durch die hierdurch verbesserte Nahrungsaufnahme wurde dem Blut, wurden den Körpergeweben reichlichere Nahrungsstoffe zugeführt, was zu lebhafterem Stoffwechsel und zur Homoiothermie führte. Andere Geschehnisse halfen hierbei mit. Der sekundäre Gaumen stand ja seinerseits auch in Zusammenhang mit der Vervollkommnung der thorakalen Atmung an Stelle der ursprünglichen Schluckatmung der Amphibien und Reptilien. Diese Vervollkommnung beruhte ferner auf Erhebung des in seiner Wirbelsäule bereits dorsalwärts gekrümmten Thorax über dem Boden durch Verlängerung der Extremitäten. Dadurch wurde der Thorax ausgedehnter, freier und seine Rippenbewegung ausgiebiger, auch vervollständigte sich das Diaphragma aus einfacheren Zuständen, wie sie

die Sauropsida noch bewahren. Das Atemholen geschah jetzt durch den Ductus nasopharyngeus bei geschlossenem Munde; es wurde ausgiebiger, intensiver, womit sich auch längs diesem Wege die Körpertemperatur erhöhte, während das inzwischen entstandene Haarkleid und die Hautdrüsen mithalfen, ihre Konstanz zu regulieren. Stets ausgedehntere Ausbildung des Haarkleides erhöhte den Charakter der Säugetierhaut, der sich auch aussprach im Rückgang des Schuppenkleides. Ferner in der Differenzierung der tubulösen Hautdrüsen, namentlich an der Bauchfläche, zur Ausbildung der Mammardrüsen; vielleicht als Ausfluß der Gepflogenheit der Promammalia ihre Eier zu bebrüten und dem ausgeschlüpften Jungen zur ersten Ernährung das eiweißhaltige Sekret dieser Drüsen zu reichen und damit die Grundlage zu legen für die zukünftigen Milchdrüsen.

Diese flüchtigen Andeutungen mögen genügen, darzulegen, wie aus einfachen Anfängen die Säugetiercharaktere sich hervorbilden konnten.

Vergegenwärtigen wir uns, mit welchen Riesenschritten unser Wissen gerade über die Säugetiere in den letzten Dezennien vorwärts geschritten ist, so ist die Hoffnung berechtigt, daß eifriger Forschung eine besser begründete Antwort auf die Frage nach der Herkunft der Säugetiere nicht fehlen wird.

Literaturverzeichnis.

Eine auch nur einigermaßen vollständige Wiedergabe der umfangreichen mammologischen Literatur ist ausgeschlossen; für diese sei verwiesen auf die Bibliotheca zoologica, den Zoologischen und Anatomischen Anzeiger, den Zoological Record und die verschiedenen Jahresberichte.

Das nachfolgende Verzeichnis schließt sich an die Literaturangaben des ersten Bandes an und findet in derselben eine wesentliche Ergänzung. Es bezieht sich außer auf der Angabe von Werken allgemeinen Inhaltes auf die wichtigste Literatur über die einzelnen recenten und vorzeitlichen Ordnungen und Familien und deren Verbreitung. Die Auswahl des hier Gebotenen maßt sich nicht etwa das Urteil an, daß nicht genannte Schriften nun auch minder wichtig wären.

Vergleiche das Literaturverzeichnis im ersten Bande.

(Schriften, die Literaturangaben enthalten, sind, je nach deren Reichhaltigkeit, durch L oder LL ausgezeichnet.)

I. Allgemeine Werke.

Abel, O., Die Stammesgeschichte der Meeressäugetiere. Meereskunde, Vortr. Heft 4, 1907.

— Die vorzeitlichen Säugetiere. Jena 1914.

— Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin u. Leipzig 1919. LL.

— Amerikafahrt. Jena 1926.

— Das biologische Trägheitsgesetz. Biologia Generalis, Wien, IV. Bd., 1. Heft, 1928 (L).

— Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena 1927.

Allen, J. A., The Geogr. Distrib. of the Mammalia. Bull. Unit. States Geol. and Geogr. Surv. of the Territ. 1878.

Ameghino, Fl., Contribucion al conoscimiento de los Mamiferos fossiles de la Republica Argentina. Buenos Aires 1889.

— Mammifères crétacés de l'Argentine. Bol. del Inst. Geográfico Argentino, XVIII, 1897.

— Les Formations sédiment. du Crétacé supér. et du Tertiaire de Patagonie. Anales del Museo nacional de Buenos Aires (III) VIII, 1906.

Anderson, J., Anat. and Zool. researches of the 2. exped. to Western Yunnan. London 1878.

Andrews, A descript. catalogue of the tertiary vertebrata of the Fayûm, Egypt. Brit. Mus. Nat. Hist. London 1906.

Antonius, O., Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Jena, G. Fischer, 1922.

Blainville, H., Ducrotay de, Ostéographie ou descript. iconograph. d. Mammifères. I—IV. Paris 1839—64.

Blanford, W. T., Mammalia in: The Fauna of British India. London 1888—91.

Blasius, J. H., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857.

Boule, M., et Thevenin, A., Mammifères foss. de Tarija. Paris 1920.

Burmeister, H., Systematische Übersicht der Tiere Brasiliens. 1. Teil, Mammalia. Berlin 1854.

Collett, R., Norges Pattedyr. Kristiania 1911—1912.

Cope, E. D., The Vertebrata of the Tert. formations of the West. U. S. Geol. Surv., vol. III, 1884.

Coues, Ell., Fur-bearing Animals. Dept. of the Int. U. S. Geol. Surv. of the Territ. 1878.

Cunningham, R. O., The geographic. distrib. of Mammals. Proc. Belfast. Nat. Hist. and Philos. Soc. 1875.
Cuvier, G., Recherches s. l. ossements fossiles. 4ième édit. Paris 1834—1836.
Douglass, E., The Tertiary of Montana. Mem. Carnegie Mus., II, 1905.
— Vertebrate fossils from the Fort Union beds. Ann. Carnegie Mus., V, 1908.
Falconer, H., Palaeont. memoires and notes. London 1868.
— and **Cautley,** Fauna antiqua sivalensis. 1846—49.
Filhol, H., Rech. s. l. phosphorites du Quercy. Ann. Soc. géol., VII, 1876; VIII, 1877.
— Etude d. Mammifères fossiles du Ronzon. Ann. Soc. géol., XII, 1882.
— Etudes s. l. Mammifères fossiles de Sansan. Paris 1891.
— Observ. concern. quelques Mammifères foss. nouv. du Quercy. Ann. sc. nat. Zool. (7), XVI, 1894.
Freudenberg, W., Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa. Geol. u. paläont. Abhd., XVI. Jena 1916.
Gaudry, A., Animaux fossiles de l'Attique. 1862—1867.
— Les enchaînements du Monde animal. Mammif. tertiaires. Paris 1878.
Gill, Theod., Arrang. of the families of Mammals. Smithson. Misc. Collect. 230. Washington 1872.
— Eutheria and Prototheria. Amer. Naturalist, XXII, 1888.
Gray, J. E., Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum. London 1869.
Gregory, W. K., Review of the Evolution of the Lacrymal Bone. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1920. L.
— The Orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. N. H. XXVII, 1910. LL.
Hay, O. P., Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrata of North America. U. S. Geolog. Surv. Washington 1902.
Hensel, R., Beitrag zur Kenntnis der Säugetiere Süd-Brasiliens. Abh. Akad. Berlin 1872.
Hesse, R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. G. Fischer, Jena 1924.
Hilzheimer, M., Natürliche Rassengeschichte der Haustiere. Berlin 1926.
Huxley, Th. H., On the Application of the Laws of Evolution to the arrangem. of the Vertebrata, and more partic. of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London 1880.
Keller, C., Die Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1902.
Klatt, B., Entstehung der Haustiere. Handb. d. Vererbungswissensch. v. E. Bauer u. M. Hartmann, III, 1927.
Lemoine, V., Rech. s. l. ossements foss. d. terrains tert. inf. d. environs de Reims. Ann. sc. nat. Zool. (6), VIII, 1878.
Lund, P. W., Blik paa Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvaeltning. K. Danske Vidensk. Selsk. Afh. 1841—1842.
Lydekker, R., Indian tert. and posttert. Vertebrata in Palaeontologia indica, 1880 bis 1886.
— Cat. of the foss. Mammalia in the British Mus. I—V. London 1885—1887.
— Palaeontologia Argentina. Ann. Museo de la Plata II, 1894.
— A geograph. history of Mammals. Cambridge 1896.
Marsh, O. C., Introd. and success. of vertebrate life in America. Amer. Assoc. adv. of. Sc. 1877.
Matthew, W. D., A revision of the Puerco fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., IX, 1897.
— Hypothetical Outlines of the Continents in Tertiary Times. Bull. Amer. Mus. N. H. XXII, 1906.
— Faunal Lists of the Tertiary Mammalia of the West. U. S. Geol. Surv. Bull. 316, 1909.
— and **Granger, W.,** A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas, IV, V. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXIV, 1915; vol. XXXVIII, 1918.
Miller, G. S., Catal. of the Mammals of Western Europe. London 1912.
Murray, A., The geographical Distribution of Mammals. London 1864.
Nehring, A., Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin 1890.
Osborn, H. F., Correlation between tert. Mammal. horizons of Europe and America etc. Ann. New York Ac. Sc., XIII, 1900.
— The age of Mammals. New York 1910.
— and **Earle,** Fossil Mammals of Puerco Beds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VII, 1895.
— and **Wortmann,** Foss. Mammals of the Wasatch and Wind river beds. Bull. Mus. Nat. Hist., IV, 1892.

Palmer, T. S., Index Generum Mammalium. U. S. Dep. of Agriculture Washington 1904.
Pavlow, M., Mammifères tert. d. l. Nouvelle Russie. Nouv. Mém. d. l. Soc. impér. d. Naturalistes d. Moscou 1913, 1915.
Pfeffer, G., Die Frage der Grenzbestimmung zwischen Kreide und Tertiär in zoogeographischer Betrachtung. Jena, G. Fischer, 1927.
Pilgrim, Gay E., The vertebr. Fauna of the Gay ser. in the Bugti hills and the Pundjab. Palaeont. Indica. Calcutta 1912.
Roger, O., Verzeichnis der bisher bekannten fossilen Säugetiere. 1896.
Rütimeyer, L., Die Fauna der Pfahlbauten in der Schweiz. Basel 1861.
— Über einige Beziehungen zwischen den Säugetierstämmen Alter und Neuer Welt. Abh. d. Schweiz. Päläont. Ges., XV, 1888.
— Die eozäne Säugetierwelt von Egerkingen. Abh. d. Schweiz. Paläont. Ges., XVIII, 1891.
Rutten, L. M. R., Die diluvialen Säugetiere der Niederlande. Utrecht 1909.
Scammon, C., The Marin Mammals of the Northwestern Coast of North America. San Francisco and New York 1874.
Schlosser, M., Die Affen, Lemuren, Chiropteren usw. des europ. Tertiärs. Beitr. z. Paläont. Österreich-Ungarns, Bd. VI, VII, 1887—1888.
— Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. Geol. u. paläont. Abh., Nr. 1, Bd. V. Jena 1902.
— Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere a. d. Fayum. Beitr. z. Paläont. und Geol. Österreich-Ungarns u. d. Orients, XXIV, 1911.
Scott, W. B., The Mammalia of the Deep River Beds. Tr. Amer. Phil. Soc., XVII, 1893.
— A History of Land Mammals in the Western hemisphere. New York 1913.
— and **Osborn, H. F.,** The Mammalia of the Uinta Formation. Trans. Amer. Philos. Soc., N. S., vol. XVI, 1889.
— and **Sinclair, W. B.,** Mammalia of the Santa Cruz Beds. Rep. Princeton Univ. Expedition to Patagonia 1903—1911.
Soergel, W., Die diluvialen Säugetiere Badens. Mitt. d. badisch. geol. Landesanstalt, IX, 1914.
— Das Aussterben diluv. Säugetiere und die Jagd der diluv. Menschen. Festschr. zur 43. Allgem. Versam. d. Deutsch. Anthrop. Ges. Weimar 1912.
Stehlin, H. G., Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Abb. schweiz. paläont. Ges. 1903, 1904, 1906, 1912, 1916.
Steinmann, G. u. **Döderlein, L.,** Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.
Stromer v. Reichenbach, E., Lehrbuch der Palaeozoologie II. Wirbeltiere. Leipzig 1912.
— Erste Mitteilung über tertiäre Wirbeltierreste aus Deutsch-Südwestafrika. Bayer. Akad. d. Wiss. München 1922.
Teilhard de Chardin, Les Mammifères de l'éocène inférieur français. Ann. de Paléontol. 1916—1921.
— Les Mammifères de l'Eocène inférieure d. l. Belgique. Mém. Mus. d'hist. nat. Belgique XXXVI, 1927.
Trouessart, E. L., Catalogus Mammalium, I, II. Berolini 1898—1899. Supplem. quinquen. 1905.
— Faune des Mammifères d'Europe. Berlin 1910.
Weber, Max, Der indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt. Jena 1902.
Winge, H., Pattedyr-Slaegter, I, II, III. Kjøbenhavn 1923—1924. LL.
Zittel, K. A. v., Grundzüge der Paläontologie, neubearb. v. F. Broili u. M. Schlosser. II, Vertebrata. München 1923. L.

II. Monotremata.

Abel, O., Desmostylus: ein mariner Multituberculate aus dem Miozän der nordpazifischen Küstenregion. Acta Zoologica, Bd. III, 1922.
— Neue Untersuchungen über Desmostylus, einen Monotremen aus dem Tertiär der pazifischen Küstenregion. Verh. d. Zool. Botan. Ges. in Wien, 1926, p. 134.
Beddard, F., On the presence of an anter. abdom. vein in Echidna. Proc. Zool. Soc. London 1884.
— On some points in the viscer. anat. of Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London 1894.

Bemmelen, J. F. van, Der Schädelbau der Monotremen. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1901.
Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Monotremata. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1901.
Eggeling, H. S., Literaturverzeichnis, Bd. I, S. 413.
Emery, C., Hand- und Fußskelet von Echidna. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1901.
Gaupp, E., Über Entwicklung und Bau der beiden ersten Wirbel und der Kopfgelenke von Echidna. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1908.
— Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von Echidna. Ibidem.
Gegenbaur, C., Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.
Göppert, E., Der Musculus obliquus sup. oculi der Monotremen. Morphol. Jahrb., XXI.
Hill, J. P. and **Bronté Gatenby, J.**, The Corpus Luteum of the Monotremata. Proc. Soc. London 1926.
Hochstetter, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Blutgefäßsystems der Monotremen. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1896.
Keibel, F., Zur Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna. Anat. Anz. XII, 1902.
Kerbert, C., Mitteilungen über Zaglossus. Bydr. tot de Dierk. Afl. 19, Leiden 1913.
Kesteven, H. L., The homology of the mammalian alisphenoid and of the Echidna-pterygoid. Journ. of Anat., vol. LII, 1917.
Kolmer, W. Z., Organologie u. mikrosk. Anat. v. Proechidna. I. Zeitschr. wiss. Zoologie, 125, 1925.
Lubosch, W., Über das Kiefergelenk der Monotremen. Jen. Zeitschr., Bd. XVI, 1906.
Meckel, Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatom. Lipsiae 1826.
Mivart, St. George, On some points in the anatomy of Echidna. Trans. Linn. Soc. London, XXV, 1866.
Narath, A., Die Entwicklung der Lunge von Echidna. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1896.
Owen, R., On the Marsup. pouches, Mamm. glands and Mamm. foetus of Echidna. Phil. Tr. Roy. Soc. London 1865.
Poulton, E. B., The true teeth and horny plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microsc. Sc., XXIX, 1889.
— The structure of the bill and hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a discussion of the homologies and origin of Mammalian hair. Quart. Journ. Micr. Sci., XXXVI, 1894.
Semon, R., Beobachtungen über Lebensweise, Fortpflanzung der Monotremen usw. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1894.
— Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. Ibidem.
Smith, G. Elliot, Jacobsons organ and the olfactory bulb in Ornithorhynchus. Anat. Anz., XI, 1895.
— The structure of the cerebral hemisphere of Ornithorhynchus. Journ. of Anat. Physiol., XXX.
— Further observations on the anatomy of the brain in the Monotremata. Journ. of Anat. and Physiol., XXXIII, 1899.
— The brains of a foetal Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc., XXIX.
Symington, Johnson, On the nose, the organ of Jacobson and the dumb-bell shaped bone in Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London 1891.
Thomas, O., On the dentition of Ornithorhynchus. Proc. Roy. Soc. London 1890.
Toldt jun., K., Haar- und Stachelkleid von Zaglossus Gill (Proechidna Gervais). Ann. Naturh. Hofmus., Wien, XXI, 1906.
Walker, Mary L., On the larynx and hyoid of Monotremata. Stud. from the Mus. of Zoology Dundee, 1889.
Watson, D. M. S., The Monotreme Skull: A Contribution to Mammalian Morphogenesis. Philos. transact., vol. 207, 1916.
Westling, Ch., Anatomische Untersuchung über Echidna. Bih. t. Svenska Ak. Handl., XV, Stockholm 1889.
Wilson, J. T. and **Hill, J. P.**, Observations on tooth-development in Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microsc. Sci., vol. 51, Part. 1, N. S., 1907.
— and **Stewart, Mc Kay**, On the homologies of the borders and surfaces of the scapula in Monotremes. Proc. Linn. Soc., N. S. Wales (2), VIII, 1893.
Zarnik, B., Vergleichende Studien über den Bau der Niere von Echidna und der Reptilienniere. Jen. Zeitschr. f. Naturw., 46, 1910.

III. Monotremata und Marsupialia.

Bresslau, E., Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier, III. Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayisch. Arch., Bd. IV, Jena 1912. L.

Disselhorst, R., Die männlichen Geschlechtsorgane der Monotremen und einiger Marsupialien. Semons Zoolog. Forschungsreisen in Australien, III, Jena 1904.

Lydekker, R., A handbook to the Marsupialia and Monotremata. Allens Nat. Hist. Library. London 1894.

Poulton, E. B., The structures connected with the ovarian ovum of Marsupialia and Monotremata. Quart. Journ. Micr. Sc., XXIV, N. S. P. V.

Semon, R. Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Semons Zoolog. Forschungsreisen in Australien usw., II, Jena 1894.

Thomas, O., Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collection of the British Museum (Natural History). London 1888.

Ziehen, Th., Das Zentralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Semons Zoolog. Forschungsreisen in Australien usw. 3 Teile. Jena 1897—1908.

IV. Marsupialia.

Bensley, B. A., On the Evolut. of the Austral. Marsupialia, with Remarks on the Relationships of the Marsupials in general. Transact. Linn. Soc., Lond., 2. Ser., vol. IX. Zool. 1903 (1903—1907).

Bolk, L., Die Beziehungen zwischen Reptilien-, Beutler- und Placentaliergebiß. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., XX, 1917.

Brass, A., Beiträge zur Kenntnis des weiblichen Urogenitalsystems der Marsupialen. Diss. Leipzig 1880.

Broom, R., On the compar. anatomy of the organ of Jacobson in Marsupials. Proc. L. S. N. S. Wales, 1896.

— On the affinities and habits of Thylacoleo. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1898, XXIII.

— On the developm. and morphol. of the Marsupial shoulder girdle. Trans. of the Roy. Soc. Edinburgh, XXXIX, 1898—1899.

— On the Organ of Jacobson and some other structures in the nose of Caenolestes. Proc. Zool. Soc., London 1926, p. 419.

Caldwell, H., On the arrangement of the embryonic membranes in marsupial animals. Journ. Micr. Sc., XLIII, N. S. XXIV.

Carlsson, Albertina, Über Zahnentwicklung der diprotodonten Beuteltiere. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat., XII, 1899.

— Beiträge zur Anatomie der Marsupialregion bei den Beuteltieren. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. usw., Bd. XVIII, Heft 4, 1903.

— Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat., Bd. XX, Heft 1, 1904.

— Über Dendrolagus dorianus. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst. usw., XXXVI, Heft 6, 1914.

— Über den Bau des Dasyuroides Byrnei und seine Beziehungen zu den übrigen Dasyuridae. Acta zoologica, VII, 1926.

Cunningham, D. J., Report on the Marsupialia. Challenger Reports Zoology, V, 1882.

Dederer, P. H., Comparison of Caenolestes with Polyprotodonta and Diprotodonta. Amer. Naturalist, XLIII, 1909.

Dependorf, Th., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Marsupialia. Semons Zool. Forsch. in Australien usw. Jena 1888.

Dollo, L., Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? Miscell. biologiques déd. au Prof. Giard. Paris 1899.

— Le pied du Diprotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux. Bull. sc. du Nord d. l. France et d. l. Belgique, XXXIII, 1900.

Emery, C., Beiträge zur Entwicklung und Morphologie des Hand- und Fußskelets der Marsupialier. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien. Jena 1897.

Flower, W. H., On the develop. and succes. of the teeth in the Marsupialia. Phil. Trans. London 1867.

Flynn, The phylogenetic significance of the Marsupial Allantoplacenta. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, XLVII, 1922.

— The Yolk-Sac and Allantoic Placenta in Perameles. Quart. Journ. Microsc. Sci. 67, 1923.

Gadow, Hans, On the system. position of Notoryctes typhlops. Proc. Zool. Soc., London 1892.
Gidley, J. W., Notes on the fossil mammalian genus Ptilodus, with descr. of new species. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., vol. XXXVI, 1909.
— An extinct marsupial from the Fort Union with notes on the Myrmecobiidae and other families of this group. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., vol. 48, 1915.
Hartman, C., Breeding habits, develop. and birth of the Opossum. Ann. Rep. Smithson. Instit. (f. 1921), 1923.
Hill, J. P., Contributions to the embryology of the Marsupialia. Quart. Journ. Micr. Sc. (2), vol. XLIII, 1899.
— Contribut. to the morphology and development of the female urogenital organs in the Marsupialia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, vol. XXIV, XXV.
— and **Fraser, E. A.,** Some Observations on the Female Urogenital Organs of the Didelphyidae. Proc. Zool. Soc. Lond. 1925, Prt. I.
Katz, O., Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXVI.
Kükenthal, W., Das Gebiß von Didelphys. Anat. Anz., VI. Jahrg., Nr. 23 u. 24, 1891.
Leche, W., Beiträge zur Anatomie des Myrmecobius. Biolog. Fören. Förh., Stockholm 1891.
Lönnberg, E., On some remarkable digestive adapt. in diprotodont Marsupials. Proc. Zool. Soc. London 1902, I.
— A second contribution to the mammalogy of Ecuador with some remarks on Caenolestes. Ark. f. Zoologi, Bd. 14, Nr. 4, Stockholm 1921.
Matthew, W. D., The relationship of the Sparassodonta. Geol. Magaz. London (N. S.), IV, 1907.
— A Marsupial from the Belly River Cretaceous. With critical Observations upon the Affinities of the cretaceous Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXV, Art. XXV, 1916.
Murie and Bartlett, On the movem. of the symphysis of the lower jaw in the Kangaroos. Proc Zool. Soc. London 1866.
Obenchain, J. B., The brains of the South American Marsupials Caenolestes and Orolestes. Field Mus. of Nat. Hist. Public 224, Zoolog. Ser., vol. XIX, Chicago 1925.
Osgood, W. H., A monographic study of the American Marsupial, Caenolestes with a Description of the Brain of Caenolestes by C. J. Herrick. Field Mus. Nat. Hist. Public. 207, Zoolog. Ser., vol. XIV, Nr. 1, Chicago 1921. LL.
Owen, R., On the osteology of the Marsupialia. Trans. Zool. Soc. London 1841, 1849, 1873, 1874, 1877.
— On the fossil Mammals of Australia, I—VII. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1859, 1866, 1870, 1871, 1872.
— Modification of the skeleton of the species of Phascolomys. Trans. Zool. Soc. London 1873.
Parker, W. K. and **D'Arcy W. Thompson,** On the skull and viscera of Tarsipes. Stud. Mus Zool. Dundee, I, 1890.
Peters, W., Über die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beuteltieren. Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1868.
Röse, C., Zahnentwicklung der Beuteltiere. Anat. Anz., VII, 1892.
— Über die Zahnentwicklung von Phascolomys Wombat. Ber. d. k. Akad. d. W. Berlin 1893.
Selenka, E., Das Opossum (Didelphys virginiana) in Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, 4. Heft, 1 u. 2, Wiesbaden 1886, 1887.
Sinclair, W. J., Mammalia of Santa Cruz Beds, Marsupialia. 1901. Vide supra, p. 841.
— The Marsupial Fauna of the Santa Cruz Beds. Proc. Amer. Phil. Soc. 49, 1905.
Smith, G. Elliot, On a Peculiarity of the Cerebral Commissures in certain Marsupialia, not hitherto recognised as a Distinctive Feature of the Diprotodontia. Zoolog. Anz., Bd. XXV, Nr. 678, 1902.
Sonntag, Ch. F., Contributions to the Visceral Anatomy and Myology of the Marsupialia. Proc. Zool. Soc. London 1922.
Spencer, B. A., A descript. of Wynyardia bassiana. Proc. Zool. Soc. London 1900.
Stirling, E. C., Descr. of a new genus and spec. of Marsup. Notoryctes typhlops. Trans. Roy. Soc. of South Australia 1891.
Stirling and Zietz, Descript. of the manus and pes of Diprotodon australis. Mem. Roy. Soc. South Australia I, Adelaide 1899.

Vrolik, W., Anatomie von Dendrolagus. Verh. Akad. Wet. Amsterdam, 5.
Winge, H., Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupialia). E Museo Lundi, Kjøbenhavn 1893. LL.
Wood, H. E., The Position of the „Sparassodonts" with Notes on the Relationships and History of the Marsupialia. Bull. Amer. Mus. N. H. LI, 1924.
Woodward, M. F., On the teeth of the Marsupialia with especial reference to the premilk dentition. Anat. Anz., XII, 1896.

V. Mesozoische Säugetiere.

Protodonta, Multituberculata, Triconodonta, Trituberculata.

Ameghino, F., Les Format. sédim. du Crétacé sup. et du Tertiaire de Patagonie. An. d. Mus. Nac. d. Buenos Aires, XV, 1906.
Branca, W., Einige Betrachtungen über die ältesten Säuger der Trias- und Liaszeit. Abh. d. Preuß. Akademie. Berlin 1915.
Broom, R., On Tritylodon, and on the relationships of the Multituberculata. Pr. Zool. Soc. London 1910.
— Structure and affinities of the Multituberculata. Bull. Mus. N. H. New York, XXXIII, 1914.
Goodrich, E. S., On the fossil Mammalia from the Stonesfield Slate. Quart. Journ. Microsc. Soc., 35, 1894.
Gregory, W. K. and **Simpson, G. G.,** Cretaceous Mammal. Skulls from Mongolia. Amer. Mus. Novitat. 1926. — Nature, vol. 118, Nov. 1926.
Hennig, Ed., Die Säugerzähne des württembergischen Rhät. Lias Bonebeds. N. Jahrb. f. Min. Geol. u. Paläont. 46, 1922.
Marsh, O. C., Notice of New Jurassic Mammals. Amer. Journ. Sci., XVIII, 1879. — XXI, 1881.
— American Jurassic Mammals. Amer. Journ. Sci (3), XXXIII, 1887.
Matthew, W. D., A Marsupial from the Belly River Cretaceous with critic. observ. upon the affinities of the cretac. Mammals. Bull. Amer. Mus. N. H. XXXV, 1916.
Osborn, H. F., On the struct. and classific. of the Mesozoic Mammalia. Journ. Ac. Nat. Sc., vol. IX, n° 2, Philadelphia 1888. — Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1890.
— Fossil Mammals of the Upper Cretaceous beds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V, 1893.
Owen, R., Monograph of the Fossil Mammalia of the British Mesozoic Formations. Palaeontogr. Soc., vol. XXIV (for 1870), 1871.
Simpson, G. G., Mesozoic Mammalia. I. American Triconodonts 1, 2. II. Tinodon and its allies. III. Prelim. Comparison of jurassic Mammals except Multituberculates. Americ. Journ. Sc. (5), X, 1925.
— A mesozoic Mammal skull from Mongolia. Amer. Mus. Novitat. Nr. 210, 1925.
— Mammalian fauna of the Hell Creek formation of Montana. Amer. Mus. Novitat. Nr. 267, 1927.
Woodward, A. Smith, On some Mammalian teeth of the Wealden of Hastings. Quart. Journ. Geol. Soc. London 1911.
— On a Mammalian Mandible (Cimolestes cutleri) from an upper cretaceous Format. in Alberta, Canada. Proc. Zool. Soc, London 1916.

VI. Insectivora.

Adloff, P. Z., Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems von Centetes. Anat. Anz. 49, 1917.
Allen, J. A., Notes on Solenodon paradoxus. Bull. Amer. Mus. N. H. XXIV, 1908.
— **Glover, M.,** Solenodon paradoxus. Mem. Mus. Comp. Zool. et Harvard College. XL, 1910.
Allman, On the characters and affinit. of Potamogale. Trans. Zool. Soc. London, VI.
Anderson, J., On the osteology and dentition of Hylomys. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 1874.
Ärnbäck-Christie-Linde, A., Der Bau der Soriciden und ihre Beziehung zu andern Säugetieren I, II. Morphol. Jahrb, Bd. XXXVI, 1907; Bd. XLIV, 1912.
Brandt, E, Über das Gebiß der Spitzmäuse. Bull. Soc. imp. des natur. Moscou, 1868.
Broom, R., On the organ of Jacobson in Macroscelides. Proc. Zool. Soc. London 1912.
— On the Structure of the Skull in Chrysochloris. Proc. Zool. Soc. London 1916.

Carlsson, A., Die Macroscelididae und ihre Beziehungen zu den übrigen Insectivoren. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Syst. usw., XXVIII, Heft 4, 1909.
— Über die Tupaiidae und ihre Beziehungen zu den Insectivora und den Prosimiae. Acta Zoologica, Bd. III, 1922.
Clark, W. E., Le Gros, The Myology of the Tree-Shrew (Tupaia minor). Proc. Zool. Soc. London 1924.
— — On the Brain of the Tree-Shrew (Tupaia minor). Ibidem 1924.
— — On the Skull of Tupaia. Ibidem 1925.
— — On the Anat. of Ptilocercus lowii. Ibidem 1926.
Dobson, G. E., A monograph of the Insectivora. Syst. and Anat. I—II. London 1883—1890.
Douglass, E., The Tertiary of Montana. Mem. Carnegie Mus. II, 1905.
Eimer, Th., Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikrosk. Anat. 1871.
Fischer, E., Das Primordialcranium von Talpa europaea. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte, 1900.
Ganser, S., Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb., VII.
Ghigi, A., Sulla dentatura dell' Hemicentetes semispinosus. Monit. Zoolog. Ital., VII, 1896.
Gill, Synopsis of insectivorous Mammals. Bull. Geol. Geog. Survey. Washington 1875.
Gregory, W. K., Relationship of the Tupaiidae and of Eocene Lemurs, espec. Notharctus, Bull. Geol. Soc. America, vol. 24, 1913.
Hart Merriam, C., Rev. of the shrews of the American genera Blarina and Notiosorex. N. Amer. Fauna X, U. S. Dep. Agric. 1895.
Hubrecht, A. A. W., The Placentation of Erinaceus europaeus. Quart. Journ. Microsc. Sci., XXX, 1889.
— The placentation of the shrew (Sorex vulgaris). Ibidem XXXV, 1894.
Jackson, H. H. T., A review of the American Moles. North. Amer. Fauna, Nr. 38, 1915.
Kaudern, W., Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Insectivoren und Lemuriden. Zool. Jahrb., Bd. 31, Abt. f. Anat. 1910.
— Über einige Ähnlichkeiten zwischen Tupaja und den Halbaffen. Anat. Anz., Bd. XXXVII, 1910.
Kazzander, J., Zur Biologie der Talpa europea. Anat. Anz., 34, 1909; ibid. 37, 1910.
Keibel, F. Z., Entwicklungsgeschichte des Igels. Anat. Anz., III, 1888.
Leche, W., Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora. Vet. Akad. Handl., XX. Stockholm 1883. L.
— Bemerkungen zur Genealogie der Erinaceidae. Festskr. för Lilljeborg. Upsala 1896.
— Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. Anat. Anz., XIII, 1897.
— Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. 1. Heft: Die Familie Erinaceidae. 2. Heft: Centetidae, Solenodontidae und Chrysochloridae. Zoologica, XV, Heft 37, 1902 u. XX, Heft 49, 1907. L.
Lemoine, V., Étude s. quelques Mammifères de petite taille d. l. Faune cernays. d. environs de Reims. Bull. Soc. Zool. de France (3), XII, 1884—1885.
Lyon, M. W., Treeshrews: an account of the mamm. fam. Tupaiidae. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, vol. 45, 1913.
Matthew, W. D., The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. IX, 1909.
— On the skull of Apternodus etc. Bull. Amer. Mus. N. York XXVIII, 1910.
— A Zalambdodont Insectivore from the Basal Eocene. Bull. Amer. Mus. Nat. History, vol. XXXII, Art. XVII, 1913.
— Stehlinus a new Eocene Insectivore. Amer. Mus. Novit., Nr. 14, 1921.
— and **Granger, W.,** Revision lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. s. S. 841.
Mivart, St. George, Notes on the osteology of the Insectivora. Journ. Anat. and Phys., I, II, 1867, 1868.
— On Hemicentetes, a new genus of Insectivora, with some additional remarks on the osteology of that order. Proc. Zool. Soc. London 1871.
Osborn, H. F., Amer. Eocene Primates, and the supposed Rodent Fam. Mixodectidae. Bull. Amer. Mus. N. H., XVI, 1902.
Parker, W. K., On the struct. and developm. of the skull in the Insectivora. Phil. Tr. Roy. Soc. London 1885.
Peters, W., Über die Säugetiergattung Solenodon. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1863.

Rolleston, G., On the placental structures of the Tenrec (Centetes ecaudatus). Trans Zool. Soc. London 1866.
Schlosser, M., Affen, Lemuren, Insectivoren usw. 1878, s. S. 842.
Scott, B. W., Mammalia of the Santa Cruz Beds. II. Insectivora. Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia, V, 1903—1905.
Smith, G. Elliot, Notes on the Brain of Macroscelides and other Insectivora. Journ. Linn. Soc. Zool., XXVIII, 1900—1903.
Stehlin, U. G., Die Säugetiere des schweizer. Eocäns, VII, 1919, s. S. 842.
Tauber, P., On Tandsaet etc. hos de danske Flagermuus og Insektaedere. Nat. hist. Tidskr., 3. R, 8. B., 1872.
True, F. W., Revision of American Moles. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., XIX, 1896.
Vernhout, J. H., Über die Placenta von Talpa europaea. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte, V.
Winge, H., Muldvarpens og Spidsmusenes Cranier og Spidsmusenes syst. Stilling. Vidensk. Meddel. Nat. For. Kjøbenhavn 1878.
— Udsigt over Insektaedernes inbbyrdes Slaegtkab. E Museo Lundi Kjøbenhavn 1917, LL.
Wood Jones, F., Some phases in the Reproductive History of the female Mole. Pr. Zool. Soc. London 1914, I.
Woodward, M. F., Contrib. to the study of Mammal. Dentit. II. On the teeth of certain Insectivora. Proc. Zool. Soc. London 1896.
Zdansky, O., Über die systematische Stellung von Xenotherium Douglass. Bull. Geol. Instit. Upsala, XX, 1926.

VII. Chiroptera.

Allen, H., A monograph of the Bats of North America. Bull. U. S. Nat. Mus., Nr. 43. 1893.
Andersen, Kn., Catalogue of the Chiroptera in the Coll. of the Brit. Mus., vol. I., Megachiroptera. London 1912.
Anthony, R. et **Vallois,** Considérations anatomiques sur le type adaptatif primitif des Microchiroptères. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 30, 1913—14.
Årnbäck-Christie-Linde, A., On intermediate forms among Chiroptera. Zoolog. Anz., Bd. XXXIV, 1909, Nr. 18/19.
Beneden, E. v. et **Julin, Ch.,** Rech. sur la structure de l'ovaire, l'ovulation, la fécondation et les prem. phases de dévelop. chez les Cheiroptères. Bull. Acad. roy. Belgique 1880.
Dobson, G. E., On secondary sexual characters in the Chiroptera. Proc. Zool. Soc. London 1873.
— Catalogue of the Chiroptera in the Brit. Museum. London 1878.
Eimer, Th., Über die Fortpflanzung der Fledermäuse. — Zool. Anzeiger 1879.
Elias, H., Zur Anat. d. Kehlkopfes der Mikrochiropteren. Morphol. Jahrb., XXXVII, Heft 1, 1908.
Grosser, O., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiroptera. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte 1901.
— Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb., XXIX, 1902.
Hahn, W. L., Some habits and sensory adaptations of cave-inhabiting Bats. Biolog. Bull., XV, 1908.
Haller, B., Mitteilung über das Großhirn von Pteropus edulis. Anat. Anz., XXX, 1907, Nr. 2 u. 3.
Huxley, T. H., On the structure of the stomach in Desmodus rufus. Proc. Zool. Soc. London 1865.
Kajava, Y., Die kurzen Muskeln und die langen Beugemuskeln der Säugetierhand. Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A, T. XIV, Nr. 2, Helsingfors 1920.
Kolmer, W., Zur Frage nach der Anatomie des Makrochiropterenauges. Anat. Anz., 40, 1912.
Lebouco, H., Rech. s. l. Morphologie de l'aile du Murin (Vespertilio). Livre jubilaire déd. à Ch. v. Bambeke. Bruxelles 1899.
Leche, W., Zur Kenntnis des Milchgebisses und der Zahnhomologie bei Chiroptera, II. Lunds Univ. Arsskr., XIV, 1877.
Maisonneuve, P., Traité de l'ostéol. et de la myolog. du Vespertilio murinus. Paris 1878.
Marchi, P., Sulla morfol. dei peli nei Chiropteri. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Milano, XV.

Michelsson, G., Die Hautmuskulatur des Igels (Erinaceus europaeus). Morph. Jahrbuch. LI, 1921.
Miller, G. S., The families and genera of bats. Smithson. Instit. U. Stat. Nat. Mus. Bull. 57, 1907.
Rauther, M., Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz., XXIII, 1903, Nr. 20 u. 21, pp. 508—524.
Redtel, A., Der Nasenaufsatz des Rhinolophus. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXIII, 1873.
Revilliod, P., A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, Bd. XXVII, 1916.
— Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. Abhandl. Geol. Landesanstalt zu Darmstadt, Bd. VII, Heft 2, 1917.
— Contrib. à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 1ière—3ième partie. Mém. Soc. paléont. Suisse, vols. XLIII, XLIV, XLV, 1917—1922.
Robin, H. A., Rech. anatom. s. l. Mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. sc. nat. Zool., XII.
Rollinat et Trouessart, Sur la réproduction des Chauves-Souris. Mém. Soc. Zool. de France, IX, X, 1896, 1897.
Tomes, R., A monograph of the genus Epomophorus. Proc. Zool. Soc. London 1860.
Törne, O., Über das knorpelige Accessorium der Vespertilionidenhand. Morphol. Jahrb., 45, 1913.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera). E. Museo Lundi. Kjøbenhavn 1892.

VIII. Dermoptera.

Chapman, H. C., Observations upon Galeopithecus volans. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1902.
Dependorf, Th., Zur Entwicklung des Zahnsystems des Galeopithecus. Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F., XXIII, 1896.
Lange, Dan. de, Früheste Entwicklungsstadien und Placentation von Galeopithecus. Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam (2), Dl. XVI, Nr. 6, 1919.
Leche, W., Über die Säugetiergattung Galeopithecus. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. XXI, 11, 1886. (LL.)
Pocock, R. I., The external characters of the Flying Lemur (Galeopterus temminckii) Pr. Zool. Soc. London 1926, II.
Shufeldt, The skeleton in the Flying Lemurs, Galeopteridae (s. Galeopithecidae). The Philipp. Journ. of Sci., vol. VI, 1911.

IX. Tillodontia.

Cope, E. D., Vertebrata of the Tertiary Format. of the West. 1877. s. p. 440.
— Tertiary Vertebrata of the West, 1884.
Gregory, W. K., Orders of Mammals; Tillodontia, p. 282. Bull. Amer. Mus. N. H. 1910.
Marsh, O. C., Principal characters of the Tillodontia. Amer. Journ. Sci. (3), XI, 1875.
Winge, H., Pattedyr-Slaegter, I, Kjøbenhavn 1923.
Wortman, J. L., The Ganodonta and their relationship to the Edentata. Bull. Amer. Mus. N. H. IX, 1897.

X. Edentata.

Flower, W. H., On the mutual affinities of the Edentata. Proc. Zool. Soc. London 1882. Allgeme
Klinckowström, A. v., Zur Anatomie der Edentaten. Zool. Jahrb. Abt. Anat., VIII. Werk
Lubosch, W., Das Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier. Jen. Denkschr., VII, 1907.
Matthew, W. D., Ancestry of the Edentates. Amer. Mus. Journ., vol. XII, 1912.
Parker, W. K., On the struct. and development of the skull in the Mammalia. II. Edentata. Phil. Trans. London 1884.
Pouchet, G., Mémoire sur l'encéphale des Edentés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1869.
Rapp, W. v., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. 2. Aufl. Tübingen 1852.
Röse, C., Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anat. Anz., VII, 1892.
Smith, G. Elliot, The Brain in Edentata. Trans. Linn. Soc., VII, 1898.
Turner, H. N., Arrangement of the Edentate Mammalia. Proc. Zool. Soc. London 1851.

Windle, B. C. A. and **Parsons, F. G.,** On the Myology of Edentata. Proc. Zool. Soc. London 1899, p. 314—338, 990—1017.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Gumler (Edentata). E Museo Lundii. Kjøbenhavn 1915. (LL.)
Wortmann, J. L., Psittacotherium a member of a new and primitive suborder of the Edentata. Bull. Amer. Mus. N. H., VIII, 1896.
— The Ganodonta and their relations to the Edentata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. IX, 1897.

nolidota **Ameghino, Fl.,** Les Edentées foss. de France et d'Allemagne. Anal. Mus. Nac. de Buenos Aires, XIII, 1905.
— Encore quelques mots s. l. Tatous. foss. de France et d'Allemagne. Ibid., XVII, 1908.
Dubois, E., Manis palaejavanica of the Kendeng Fauna. Proc. Acad. Amsterdam, XXIX, 1926.
Ehlers, E., Der Processus xiphoideus und seine Muskulatur von Manis macrura und Manis tricuspis. Zool. Miszellen. I. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, XXXIX, 1894.
Filhol, H., Observat. concernant quelques Mammifères fossiles nouveaux du Quercy. Ann. sc. nat. (7) Zool., XVI, 1894.
Jentink, F. A., Revision of the Manidae. Notes Leyden Mus., IV. 1882.
Marett Tims, H. W., Tooth-vestiges and associated mouthparts in Manidae. Journ. of Anat. u. Phys., vol. XLII, 1908.
Pocock, R. I., The external characters of the Pangolins (Manidae). Proc. Zool. Soc. London 1924, III.
Röse, C., Über rudimentäre Zahnanlagen der Gattung Manis. Anat. Anz., VII, 1892.
Weber, Max, Beitrag zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. In Webers zool. Ergebn. einer Reise in niederl. Ostindien, II. Leiden 1894.

enarthra **Adloff, P.,** Zur Frage der Bezahnung der Myrmecophagidae. Anat. Anz., 46, 1914.
Allen, G. M., A new Mylodon. Mem. Mus. Comp. Anat. at Harvard College. Cambridge, XL, 1913. (LL.)
Ameghino, F., Mamiferos fossiles. 1889. s. p. 840.
Anthony, H. E., The indigenous Land Mammals of Porto Rico, living and exstinct. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. N. S. II, 1918.
Ballowitz, Schmelzorgan der Edentaten. Arch. f. mikr. Anat., XL, 1892.
Beddard, F. E., On some Points in the Struct. of the Lesser Anteater (Tamandua tetradactyla), with Notes on the Cerebral Arteries of Myrmecophaga and on the Postcaval of Orycteropus. Proc. Zool. Soc. London 1909.
Burlet, H. M. de, Über die äußeren Formverhältnisse der Leber der Faultiere. Morphol. Jahrb., Bd. XLIII, Heft 4, 1911.
— Über durchbohrte Wirbelkörper fossiler und recenter Edentaten. Morphol. Jahrb., Bd. LI, Heft 4, 1922.
Burmeister, H., Monografia de los Glyptodontes en el Museo publ. de Buenos Aires. Ann. Mus. Buenos Aires, II, 1870—1874.
— Neue Beobachtungen an Doedicurus giganteus. Abh. Akad. d. Wiss. Berlin 1879.
Burne, R. H., A contrib. to the Myologie and visceral anatomy of Chlamydophorus truncatus. Pr. Zool. Soc. London 1901, I.
Cope, E. D., The Vertebrata of the Tertiary Format. of the West. 1884. Taeniodonta, S. 187—197.
Edwards, Alph. Milne, Sur la conformation du placenta chez le Tamandua. Compt. rend. Acad. Paris 1871.
— Recherches sur les envel. foetales du Tatou à neuf bandes. Ann sc. nat. Zool. 1878.
Fernandez, M., Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere, 1. Morphol. Jahrb., XXXIX, 1919. — Entwicklungsstadien des Peludo (Dasypus villosus). Anat. Anz., 48, 1915. — Die Entwicklung der Mulita. Revista del Museo de La Plata, XXI, 1915.
Forbes, W. A., Anatomy of Myrmecophaga jubata. Proc. Zool. Soc. 1882.
Hochstetter, F., Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Edentaten. Morphol. Jahrb., XXV.
Hyrtl, J., Chlamydophori truncati cum Dasypode comparatum exam. anat. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, IX, 1855.
Janensch, W., Bemerkung über den Skeletbau der Glyptodontiden. Juni-Protokoll d. Deutsch. geol. Ges., 56, 1904.
Kaudern, W., Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Edentaten. Ark. f. Zoologi, Bd. 9, No. 12, Stockholm 1915.

Kraglievich, L., Estudios sobre los Mylodontinae. Anal. d. Museo Nacion. de Hist. Nat. de Buenos Aires, T. XXXI, 1921.
Leidy, A mem. on the extinct sloth tribe of North America. Smithson. Contrib. to Knowledge 1855.
Lull, R. S., A pleistocene Ground Sloth, Mylodon Harlani. Amer. Journ. Sci., XXXIX, 1915.
Lydekker, R., Descr. of the species of Scelidotherium. Proc. Zool. Soc. London 1886.
— The extinct Edentates of Argentinia. Paleont. Argentina, III. Ann. del Museo de La Plate, 1894.
Macalister, A., A monograph of the anatomy of Chlamydophorus. Trans. Roy. Irish Acad., XXV, 1873.
Matthew, W. D., Edentata in: W. D. Matthew and W. Granger, A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol., XXXVIII, 1918.
— Recent discov. of fossil Vertebr. in the West Indies and their Bearing on the origin of the Antillean Fauna. Proc. Americ. Phil. Soc., LVIII, 1919.
Meckel, J. F., Anatomie des zweizehigen Ameisenfressers. Meckels Archiv, V, 1819, p. 1.
Murie, J., On the habits, struct. and relat. of the threebanded Armadillo (Tolypeutes). Trans. Linn. Soc. London 1875.
Osborn, H. F., An Armadillo from the Middle Eocene (Bridger) of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XX, 1904, p. 163.
Owen, R., On the Megatherium. Philos. Transact. London 1851—60.
— On the anat. of the great Anteater. Trans. of the Zool. Soc. London, IV.
Pilliet, Alex., Sur les plaques osseuses dermiques des Tortues et des Tatous. Bull. Soc. Zool. France, XI.
Pocock, R. I., The external characters of the South. Amer. Edentates. Proc. Zool. Soc. London 1924, IV.
Pouchet, G., Mém. s. l. grand fourmilier (Myrmecophaga jubata). Paris 1874.
Reinhardt, J., Kaempedovendyret Lestodon armatus. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., Bd. XI, 1875.
— Tandforholdene hos Dasypus. Vidensk. Medd. f. naturhist. For. Kjøbenhavn 1877—1878.
— Kaempedovendyr slaegten Coelodon. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., III, 1878.
— Hovedskallen af et Kaempedovendyr Grypotherium darwini. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., 12. Bd., IV, 1879.
Römer, F., Über Bau und Entwicklung des Panzers der Gürteltiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F., XX, 1892.
Rosenberg, E., Über die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata L. Festschr. f. Gegenbaur, II. Leipzig 1896.
Scott, W. B., Mammalia of the Santa Cruz Beds. I. Edentata. 1903. s. p. 842.
Sefve, J., Scelidotheriumreste aus Ulloma, Bolivia. Bull. Geol. Institut. Upsala, XII, 1915.
Simon, L., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Bradypodiden. Arch. f. Naturgesch., LXVIII. Jahrg., 1. Bd., 1902.
Sonntag, Ch. F., A Contrib. to the Anat. of the Three-toed Sloth (Bradypus tridactylus). Proc. Zool. Soc. London 1921.
Strahl, H., Über den Bau der Placenta von Dasypus novemcinctus. Anat. Anz., XLIV, 1913.
Tomes, Ch. S., On the existence of an enamal organ in an Armadillo. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1874.
Turner, W., On the Placentation of the Sloths (Choloepus hoffmanni). Transact. Roy. Soc. Edinburgh, vol. XXVII, 1873.
Wegner, R. N., Der Stützknochen, Os nariale, in der Nasenhöhle bei den Gürteltieren, Dasypodidae, und seine homologen Gebilde bei Amphibien, Reptilien und Monotremen. Morphol. Jahrb., Bd. LI, Heft 4, 1922.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Gumler (Edentata) fra Lagoa Santa, Brasilien. E Museo Lundi. Kjøbenhavn 1915 (LL).
Woodward, A. S., On some remains of Grypotherium. Proc. Zool. Soc. London 1900.
Wortman, J. L., Studies of Eocene Mammalia in the Marsh Collect. Amer. Journ. Sc., XXI, 1903.

XI. Rodentia.

Adloff, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XXXII, N. F., XXV, 1898. Anat. Anz., 37, 1910, pp. 257—271.

Alston, Edw. R., On Anomalurus. Proc. Zool. Soc. London 1875.
— On the classification of the order Glires. Proc. Zool. Soc. London 1876.
Anthony, H. E., New fossil Rodents from Porto Rico. Bull. Amer. Mus. N. H. 1917.
Beddard, F. E., On the brain and musc. anat. of Aulacodus. Proc. Zool. Soc. London 1892.
Bemmelen, J. F. van, Über den Unterschied zwischen Hasen- und Kaninchenschädeln. Tydschr. Ned. Dierk. Vereen (2), XI, 1910.
Brandt, J. F., Untersuchungen über die kraniologischen Entwicklungsstufen und Klassifikation der Nager der Jetztwelt. Mém. Ac. St. Pétersbourg 1855.
Bresslau, E., Die ventralen Tasthaare der Eichhörnchen, ihre Funktion und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb. Suppl. XV, 3. Bd., 1912.
Cope, E. D., The extinct Rodentia of N. America. Amer. Natur. 1883.
Coues, E. and **J. A. Allen,** Monograph of North Americ. Rodentia. U. S. Geol. Survey, XI. Washington 1877.
Edwards, A. Milne, Mém. s. l. type d'une nouv. famille des Rongeurs (Lophiomys). Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat., III, 1867.
Fleischmann, A., Bemerkungen über den Magen der Rodentia. Morphol. Jahrb., XVII, 1891.
— Die Stammesgeschichte der Nagetiere. In: Embryol. Unters., 2. Heft. Wiesbaden 1891.
Freund, P., Beitrag zur Entwicklung der Zahnanlagen bei Nagetieren. Arch. f. mikr. Anat., XXXIX, 1892.
Garrod, H., On the visceral anatomy of the ground-rat. Proc. Zool. Soc. London 1873.
Gerhardt, U., Das Kaninchen. Monogr. einheim. Tiere, Bd. II, 1909.
Goeldi, E. A., On the rare Rodent Dinomys branickii Ptrs. Pr. Zool. Soc. London 1904.
Hagmann, G., Über das Gebiß von Coelogenys und Dasyprocta in seinen verschiedenen Stadien der Abkauung. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. X, Heft 3, 1907.
Hilzheimer, M., Die europäischen Hasen. Zool. Anz., XXX, 1906.
Hinton, M., Dental formula of Muridae; with espec. reference to the „mp_4 Theory". Ann. nat. Hist. (9), 11, 1923, I.
Hisaw, F. L., The influence of the ovary on the resorption of the pubic bones of the pocket gopher, Geomys bursarius (Shaw). Journ. Exper. Zool., 42, Nr. 4, 1925.
Hoffmann u. Weyenbergh, Die Osteologie und Myologie von Sciurus vulg., vgl. mit der Anatomie der Lemuriden und des Chiromys. Nat. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem 1870.
Krause, W., Anatomie des Kaninchens. 2. Aufl. Leipzig 1884.
Krumbach, Th., Die unteren Schneidezähne der Nagetiere, nach Gestalt und Funktion betrachtet. Zool. Anz., Bd. XXVII, Nr. 9, 1904.
Lataste, M., Sur le bouchon vaginal du Pachyuromys duprasi. Zoolog. Anz. 1882.
Lönnberg, E., On Hybrid Hares between Lepus timidus L. and L. europaeus Pall. Proc. Zool. Soc. London 1905, I.
Loweg, Th., Studien über das Integument des Erethizon dorsatus. Dissertation, Jena 1900.
Lyon, M. W., Classification of the hares and their allies. Smithson. Miscell. Coll., vol. 45, 1904.
Mac Gillavry, Th. H., Les dents incisives du Mus decumanus. Arch. néerl. sc. exact. et nat. Haarlem 1875.
Mahn, R., Bau und Entwicklung der Molaren bei Mus und Arvicola. Morphol. Jahrb., XVI.
Major, C. J., Forsyth, Nagerüberreste aus Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz. Palaeontographica, XXII, 1873.
— On some miocene squirrels with remarks on the dentition and classif. of the Sciuridae. Proc. Zool. Soc. London 1893.
— Remarks upon the carpus of the fossorial rodent Ctenomys. Proc. Zool. Soc. London 1899, p. 428.
— On fossil and recent Lagomorpha. Tr. Linn. Soc. London (2), VII, 1899.
Matthew, W. D., A horned Rodent from the Colorado Miocene, with a revision of the Mylagauli etc. Bull. Amer. Mus. N. H., XVI, 1902.
— Notice of two new Genera of Mammals from the Oligocene of S. Dakota (Entopomys). Bull. Amer. Mus. N. H., XXI, 1905.
— On the Osteology and Relationships of Paramys, and the Affinities of the Ischyromyidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXVIII, 1910.
Merriam, C. Hart, Monographic revision of the Pocket Gophers (Geomyidae). N. Amer. Fauna, VIII, U. S. Dep. Agric. 1895.

Mehely, L. v., Species Generis Spalax. Mathem. u. naturw. Ber. aus Ungarn, 28, 1910, 1913.
— Fibrinae Hungariae, die ternären u. quaternären Wühlmäuse Ungarns. Ann. Mus. nation. Hungarici, XII, 1914.
Meyerheim, M., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus. decumanus. Dissert. Leipzig 1898.
Miller, G. S. and **Gidley, J. M.,** Synopsis of the supergeneric groups of Rodents. Journ. Washington Acad. Sci., VIII, 1918.
Mivart, St. George and **Murie,** On the anatomy of Dasyprocta cristata. Proc. Zool. Soc. London 1866.
Mojsisovics, A. v., Über accessorische Fortsätze am Schädel der Leporiden. Sitzungsber. Akad. Wien, LXXVI, 1878.
Nehring, A., Länge und Lage der Schneidezahnalveolen bei den Nagetieren. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. 1875.
— Über Schädel-, Gebiß- und Schwanzbildung von Platycercomys platyurus. Zool. Anz., XXIII.
— Beitrag zur Kenntnis der Diluvialfauna. Zeitschr. f. ges. Naturw., XLVII u. XLVIII, 1876.
Nelson, E. W., The Rabbits of North America. North American Fauna, Nr. 29, 1909.
Osborn, H. F., Amer. eocene Primates and the supposed Rodent family Mixodectidae. Bull. Amer. Mus. N. H., XVI, 1902.
Parona e Cattaneo, Note anat. e zool. sull' Heterocephalus. Ann. Mus. Civ. Genova (2), XIII, 1893.
Parsons, F. G., On the myology of the sciuromorphine and hystricomorphine Rodents. Proc. Zool. Soc. London 1894.
— The myology of Rodents. II. Proc. Zool. Soc. London 1896.
— On the anat. of the african Jumping-Hare. Proc. Zool. Soc. London 1898.
Peters, W., Notes on the system. position of Platacanthomys lasiurus. Ann. Mag. Nat. Hist. 1865.
— Contribut. to the knowledge of Pectinator. Trans. Zool. Soc. London 1872.
— Über Dinomys. Festschr. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1873.
Pocock, R. I., Extern. charact. of Hystricomorph Rodents. Proc. Zool. Soc. L. 1922, II.
— Extern. Char. of Scarturus and other Jerboas, compared with those of Zapus and Pedetes. Proc. Zool. Soc. London 1922, III.
— Classif. of the Sciuridae. Proc. Zool. Soc., 1923, pp. 209—246.
Remy Saint-Loup, S. l. vésicules séminales et l'utérus male d. rongeurs. Compt. rendus d. l. Soc. d. Biologie 1894, I.
Retzius, A., Bau des Magens bei den in Schweden vorkommenden Wühlmäusen (Lemmus Nilss., Hypudaeus Illig.). Müllers Arch. 1844.
Reuvens, C. L., Die Myoxidae oder Schläfer. Leiden 1890.
Römer, F., Studien über das Integument der Säugetiere. I, II. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. N. F., XXIII, 1896; XXIV, 1898.
Roetter, F., Über Entwicklung und Wachstum der Schneidezähne bei Mus. Morphol. Jahrb., XV.
Sachse, B., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus musculus. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilkunde 1894.
Schlosser, M., Die Nager des europäischen Tertiärs. Palaeontographica, XXXI, 1884.
Schumann, A., Das Skelet der Hinterextremität von Dipus aegyptius Hempr. et Ehrbg. Morpholog. Jahrb., XXXII, 1904.
Scott, W. B., Protoptychus Hatcheri, a new Rodent from the Uinta Eocene. Pr. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1895.
— Mammalia of the Santa Cruz beds. Prt. III. Glires. 1905. s. p. 842.
Sobotta, J., Über die Entwicklung des Dottersackes der Nager mit Keimblattinversion. Verh. Anat. Ges., XXVII, 1913.
Stach, J., Die Ontogenie der Schneidezähne bei Lepus cuniculus L. Bull. de l'Acad. d. Sci. de Cracovie, Sér. B. Sci. nat. 1910.
Stutzmann, J., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen von Mus decumanus und ihre Entwicklung. Diss. Leipzig 1898.
Thomas, O., On the genera of Rodents. Proc. Zool. Soc. London 1896.
Toepfer, K., Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morphol. Jahrb., XVII.
Tullberg, T., Über das System der Nagetiere. Upsala 1899.
Vinogradov, B. S., On the Structure of the Extern. Genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a Classificatory Character. Proc. Zool. Soc. London 1925.

Waterhouse, G. R., A Nat. History of the Mammalia, vol. II, Rodentia. 1848.
Weber, E. H., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Bibers, Castor fiber. Ber. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1848.
Winge, H., Jordfundene og nulevende Gnavere (Rodentia). E Museo Lundi 1888.
— Pattedyr-Slaegter, II, 1924. Rodentia; mit ausgedehnter Literatur.
Wood-Jones, E., On the dental charact. of Austral. Rats. Proc. Zool. Soc. London 1922, III.
Woodward M. J., On the Milk Dentition of the Rodentia. Anat. Anz., IX, 1894.

XII. Carnivora.

Allen, Gl. M., Dogs of the American Aborigines. Bull. Mus. Comp. Anat., LXIII, 1920.
— **J. A.,** Carnivora Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XLVII, 1924.
Bardenfleth, K. S., Notes on the Form of the Carnassial Tooth of Carnivorous Mammals. Vidensk. Meddel. fra Dansk naturh. Foren. Bd. 65, Kjøbenhavn 1913.
— On the systematic position of Aeluropus melanoleucus. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup. Kjøbenhavn 1913.
Beddard, F. E., On the visc. and musc. anat. of Cryptoprocta ferox. Proc. Zool. Soc. London 1895.
Brinkmann, A., Über die Hautdrüsenorgane die bei den Viverriden an den Geschlechtsapparat geknüpft sind. Mindeskr. f. Japetus Steenstrup. Kjøbenhavn 1914.
— Canidenstudien V—VI. Bergens Mus. Aarb. 1923/24.
Carlsson, A., Über die system. Stellung von Nandinia binotata. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XIII, 1900. (L.)
— Über die system. Stellung von Eupleres goudoti. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XVI, 1902. (L.)
— Die genetischen Beziehungen der madagassischen Raubtiergattung Galidia. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. usw., XXVIII, 1910. (L.)
— Über Cryptoprocta ferox. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst usw., XXX, 1911.
— Über Arctictis binturong. Acta Zoologica 1920. (L.)
— Über Ailurus fulgens. Acta Zoologica 1925, Bd. VI. (L.)
Cope, E. D., On the genera of Felidae and Canidae. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1879.
— The origin of the special. teeth of the Carnivora. Amer. Natural. 1879.
Degerbøl, M., Über praehistor., dänische Hunde. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren, Bd. 84, 1927.
Dubois. E., Hat sich das Gehirn beim Haushunde im Vergleich mit Wildhundarten vergrößert oder verkleinert? Bydragen tot de Dierkunde. Feestnummer. Leiden 1922.
Ellenberger und **Baum,** Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
Flower, W. H., On the value of the characters of the base of the cranium in the classific. of the Carnivora. Proc. Zool. Soc. London 1869.
— On the anat. of the Proteles. Proc. Zool. Soc. London 1869.
— On Icticyon venaticus. Proc. Zool. Soc. London 1880.
Garrod, A. H., Note on the anatomy of the Binturong. Proc. Zool. Soc. London 1878.
— Notes on the anatomy of Helictis. Proc. Zool. Soc. London 1879.
Gervais, P., Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants es fossiles. Nouv. Arch. d. Mus. d'hist. Nat. 1870.
— Dentition et squelette d'Eupleres Goudotii. Journ. d. Zool., III, 1874.
— Rem. ostéologique s. l'Enhydris marina. Journ. d. Zool., IV, 1875.
Gidley, J. W., New species of Claenodonts from Montana. Bull. Amer. Mus. N. H. 1919.
Hatcher, J. B., Oligocene Canidae. Mem. of the Carnegie Mus., I, 1902.
Hilzheimer, M., Beitrag zur Kenntnis der nordafrikanischen Schakale. Zoologica, Heft 53, 1908.
Hollister, N., The genera and subgenera of Raccoons and their allies. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., vol. 49, 1915, pp. 143—150.
Huxley, Th. H., Cranial and dental characters of the Canidae. Proc. Zool. Soc. London 1880.
— On the Epipubis in the dog and Fox. Proc. Roy. Soc. London, Nr. 201, 1880.
Klatt, B., Vergleichende metrische Großhirnstudien an Wild- und Haushund. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1918.
— Vergleichende Untersuchungen an Caniden und Procyniden. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 45, 1928.

Lankester, E. R., Affinities of Aeluropus melanoleucus, A. M. Edw. Transact. Linn. Soc. London (2), Zool., vol. VIII, Prt. 6, 1901.
Lönnberg, E., Remarks on some palearctic Bears. Proc. Zool. Soc. London 1923.
Luthe, W., Über die Fußwurzelknochen der Fischottern. Arch. f. Naturgesch 90. Jahrg., 1924, Abt. A.
Lydekker, R., A handbook to the Carnivora I. Allens Nat. Library London. o. Jahr
Matthew, W. D., Addit. observat. on the Creodonta. Bull. Amer. Mus. Nat. hist., XIV, 1901.
— The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. Mem. Amer Mus. N. H., IX, 1909.
— The Phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXVIII, 1910.
— Third Contribution to the Snake Creek Fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. L, Art. II, 1924.
— and **Granger, W.,** A Revision of the Lower Eocene Wasatch and Wind River Faunas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXIV, Art. I, 1915.
Milne Edwards et **Grandidier,** Observ. anat. s. quelques Mammif. d. Madagascar. Ann. sc. nat. (Zool.) 1867.
Mivart, St. George, The Cat. London 1881.
— On the classif. and distrib. of the Aeluroidea. Proc. Zool. Soc. London 1882.
— On the anatomy, classif. and distrib. of the Arctoidea. Proc. Zool. Soc., London 1885.
— A monograph of the Canidae. London 1890.
Murie, J., On the female generative organs of Hyaena brunnea. Trans. Zool. Soc. London, VII, 1871.
Nehring, A., Über eine große wolfsähnliche Hunderasse der Vorzeit und über ihre Abstammung. Sitzungsber. d. Ges. nat. Freunde Berlin 1884.
Osborn, H. F., Oxyaena and Patriofelis restud. as terrestr. Creodonts. Bull. Amer. Mus. N. H., XIII, 1900.
— and **Earle, Ch.,** Fossil Mammals of Puerco Beds. Bull. Amer. Mus. N. H., VII, 1895.
Pocock, R. I., Über „External Characters of Carnivora" in: Proc. Zool. Soc. 1914, 1915, 1916, 1920, 1921, 1923 und Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 8), XV, XVI, XVIII, XX (1915, 1916, 1917).
Pohle, H., Die Unterfamilie der Lutrinae. Arch. f. Naturgesch., 85. Jahrg. 1919, Abtlg. A, 9. Heft.
Reichenau, W., Beitrag zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mosbach und Mauer. Abh. d. Hessisch. Geol. Landesanstalt, IV, 1906.
Reynolds, S. H., Monogr. on the British Mammal. of the Pleistoc. Period. Carnivora. Palaeontogr. Soc. London 1910.
Scheidt, P., Morphologie und Ontogenie des Gebisses der Hauskatze. Morph. Jahrb., XXI.
Schlosser, M., Über das Verhältnis der Copeschen Creodonta zu den übrigen Fleischfressern. Morph. Jahrb., XII, 1886.
— Affen, Lemuren usw. s. p. 842.
Scott, W. B., A revision of the N. American Creodonta. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1892.
— The osteology of Hyaenodon. Journ. Acad. Nat. Sci., IX, 1894.
Straus-Durkheim, Anatomie du Chat. 1845.
Stromer von Reichenbach, E., Die Wirbel der Land-Raubtiere. Zoologica, XXXVI, 1902.
Studer, Th., Die prähistorischen Hunde. Abh. d. Schweiz. Paläont. Ges., XXVIII, 1901.
Teilhard de Chardin, P., Les Carnassiers des Phosphorites du Quercy. Ann. de Paléont., IX, 1914/1915.
Tims, H. W. M., On the tooth-genesis in the Canidae. Journ. Linn. Soc. London, XXV, 1896.
Tomes, Ch. S., On the minute struct. of the Teeth of Creodonts, with especial reference to their suggested resemblance to Marsupials. Pr. Zool. Soc. London 1906, I.
Turner, H. N., Observ. relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia and on the classific. of Carnivora. Proc. Zool. Soc. London 1848.
Virchow, H., Mechanik der Tigerzehen. Zeitschr. f. Säugetierkunde, I, 1926, S. 64.
Watson and **Young,** On the anatomy of Hyaena crocuta. Proc. Zool. Soc. London 1879.
Winge, H., Jordfundne oy nulevende Rovdyr (Carnivora). E Museo Lundi Kjøbenhavn 1895.
Wolfgramm, A., Die Einwirkung der Gefangenschaft auf die Gestaltung des Wolfsschädels. Zool. Jahrb., VII, 1894.
Wortman, J., L., Osteology of Patriofelis. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VI, 1894.

Wortmann, J. L., Studies of eocene Mammalia in the Marsh Collection. I. Carnivora. Amer. Journ. Sci. (4), XI, 1901. — XII, 1901. — XIII, 1902. — XIV, 1902.
— and **Matthew**, The ancestry of cert. members of the Canidae, Viverridae and Procyonidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XII, 1899.

Pinnipedia

Allen, J. A., History of the North American Pinnipeds. U. S. Geol. and Geogr. Survey of the Territ. 1880.
— The Hair Seals of the North Pacific Ocean and Bering Sea. Bull. Amer. Mus. N. H., XVI, 1902.
Beneden, P. J. van, Descr. d. ossem. foss. des environs d'Anvers. Ann. Musée d'hist. nat. de Belgique, I, 1877.
Broch, H., Anatomische Verhältnisse der Kegelrobbe, I, II. Anat. Anz., 45, 1913; 46, 1914.
Broman, J. u. **Ask, F.**, Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Pinnipedia. Deutsche Südpolar-Exped. 1901—1903, Bd. XII, Zool., IV, 1910.
Kellogg, R., Pinnipeds from Miocene and Pleistocene deposits of California. Univ. Calif. Publicat. Bull. Departm. Geol. Sci., vol. 13, Nr. 4, 1922.
Kükenthal, W., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebiß. Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F., XXI, 1893.
Leboucq, H., Organogénie des Pinnipèdes. I. Les extrémités. Expéd. antarct. belge, Rapp. scient. Zool. 1904.
— Über die Endlappen der Pinnipedierfinger. Anat. Anz., XVIII, 1904.
Lönnberg, E., Contrib. Fauna South Georgia. I. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 40, Nr. 5. Stockholm 1906.
— On the variation of the Sea-Elephants. Proc. Zool. Soc. London 1910.
Malmgren, A. J., On tandbyggnaden hos Walrossen. Ofv. K. Vet. Akad. Förh. 1863.
Murie, J., Anatomy of Pinnipedia, I—III. Trans. Zool. Soc. London, VII—VIII.
Reh, L., Die Gliedmaßen der Robben. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XXVIII, 1893.
Reinhardt, J., On Cystophora cristata ufödte Unge og dens Melketandsaet. Vidensk. Medd. f. nat. hist. For. Kjøbnhavn 1865.
Ring, T. P. A., The Elephant-Seals of Kerguelen Land. Proc. Zool. Soc. London 1923, II.
Tenow, S. W., Bidrag till Kännedomen om Tandomsättningen hos Slägtet Phoca. Bih. Vet. Ak. Handl. Stockholm, III, 1875.
Toula, F., Phoca vindobonensis. Beitr. z. Paläont. Österr.-Ungarns 1897.
Turner, W., Report on the Seals collected during the voyage of H. M. S. Challenger 1888.

Für weitere Literatur vergleiche „Cetacea".

XIII. Cetacea.

Abel, O., Untersuchung über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens. Denkschr. Akad. Wien, LXVIII, 1899.
— Über die Hautbepanzerung fossiler Zahnwale. Beitr. zur Paläontol. Österreich-Ungarns, Bd. XIII, 1901.
— Les Dauphins longirostres du Boldérien d'Anvers. Mém. Mus. roy. d'hist. nat. d. Belgique, I, II, 1901, 1902.
— Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitzber. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Cl., Bd. CXI, Abt. I, 1902.
— Les Odontocètes du Boldérien d'Anvers. Mém. Mus. roy. d'hist. nat. de Belgique, III, 1905.
— Eine Stammtype der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman. Jahrb. d. Geol. Reichsanstalt Wien, LV, 1905.
— Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen. Denkschr. mathem.-naturw. Kl. Akad. Wien, Bd. LXXXI, 1907.
— Cetaceenstudien. Sitzber. Akad. Wien, CXVIII, 1909. — CXXI, 1912.
— Die Vorfahren der Bartenwale. Denkschr. Akad. Wien, XC, 1913.
— Die Eroberungszüge der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit. Jena, G. Fischer, 1924.
Allen, G. M., A New Fossil Cetacean. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., vol. LXV, Cambridge 1921.
— Fossil Cetaceans from the Florida Phosphate Beds. — Journ. of Mammalogy, vol. II, No. 3, 1921.

Andrews, R. C., Monographs of the Pacific Cetacea. I. The California Gray whale (Rhachianectes glaucus Cope). Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. N. S., vol. I, Part V 1914.

— II. The Sei Whale. Mem. Amer. Mus. N.H. N.S., I, 1916.

Arendsen Hein, S. A., Contrib. to the anat. of Monodon monoceros. Verhandl. Akad. Amsterdam, Dl. XVIII, No. 3, 1914; No. 4, 1915.

Beddard, F. E., Contrib. towards a knowledge of the osteology of Neobalaena marginata. Trans. Zool. Soc. London, XVI, 2, 1901.

Beneden, P. J. van, Rech. s. l. Ossemens provenant du Crag d'Anvers. Mém. Acad. Belg., XXXV, 1865.

— Descript. d. ossemens foss. des environs d'Anvers. Ann. du Musée d'hist. nat. de Belgique, IV—XIII, 1880—1886.

— et **Gervais, P.,** Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris 1868—1877.

Boenninghaus, G., Der Rachen von Phocaena. Zool. Jahrb. (Anat.), XVII, 1902.

— Das Ohr des Zahnwales. Ibid., Bd. XIX, 1903.

Bouvier, E. L., Obs. anat. s. l'Hyperoodon. Ann. sc. nat. (7), XIII.

Breschet, G., Hist. anat. et phys. d'un organe d. nature vasculaire découv. dans les Cétacés. Paris 1836.

Burlet, H. M. de, Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels I—V. Morphol. Jahrb., XLV, 1913; XLVII, 1913; XLIX, 1914; L, (1916) 1919.

— Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Cetaceen. Ibid., Bd. L, (1917) 1919.

Burmeister, H., Descripc. d. cuatro especies de Delfinides d. l. costa Argentina. Anal. Mus. publ. Buenos Aires, I, 1869.

Carlsson, A., Zur Anatomie des Hyperoodon. Bih. t. Svenska Ak. Handl. Stockholm, XIII, 1888.

Carte and **Macalister,** On the anat. of Balaenoptera rostrata. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1868.

Coupin, F., Sur l. musculature d. l. nageoire pectorale de l'Hyperoodon. Bull. Inst. océanogr., No. 466, 1925.

Dart, R. A., The Brain of the Zeuglodontidae (Cetacea) with a Note on the Skulls from which the Endocranial Casts were taken by C. W. Andrews. Proc. Zool. Soc. London 1923.

Daudt, W., Beitrag zur Kenntnis des Urogenitalapparates der Cetaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XXXII.

Deinse, A. B. van, Fossiele Cetacea en Pinnipedia in Nederland. Akad. d. Wetensch. Amsterdam, XXXV, 1926.

Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea. Anat. Hefte, Bd. XIX.

Doesschate, G. ten, Über die Retina von Walembryonen. Anat. Anz., Bd. 51, 1918.

Eschricht, D. F., Zool.-anat.-physiol. Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1849.

— On the Gangetic Dolphin. Ann. Mag. nat. hist. 1852.

— Ni Tavler til Oplysning of Hvaldyrenes Bygning. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., Bd. IX. 1869.

— **Reinhardt, Lilljeborg,** Recent memoirs on Cetacea. Ray Society London 1864.

Fiebiger, J., Über Eigentümlichkeiten im Aufbau der Delphinenlunge und ihre physiologische Bedeutung. Anat. Anz., 48, 1916.

Fischer, P., Cétacés du Sud.-Ouest d. l. France. Act. d. l. Soc. Linn. Bordeaux, XXXV.

Flower, W. H., On the osteology of the Sperm Whale. Trans. Zool. Soc. London 1868.

— On Grampus griseus. Ibid., VIII, 1872.

— A further contrib. to the knowl. of the exist. ziphioid Whales. Ibid., 1879.

— On the Characters and Divisions of the family Delphinidae. Proc. Zool. Soc. London 1883.

Freund, L., Walstudien. Sitzber. Akad. Wien, CXXI, 1912.

Garrod, J. R., Two Skeletons of the Cetacean Pseudorca crassidens from Thorney Fen. Proc. Zool. Soc. London 1924.

Gerstäcker, A., Skelet des Döglings (Hyperoodon rostratus). Leipzig 1887.

Gidley, J. W., A Recently mounted Zeuglodon Skeleton in the Unit. St. Nat. Mus. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., XLIV, 1913.

Gruhl, K., Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XLVIII, 1911.

Guldberg, G., Über das Zentralnervensystem der Bartenwale. Christiania Vidensk. Selsk. Forh. 1885.
– Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen usw. bei jungen Delphinembryonen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys, XVI, 1899.
— and **Nansen, Fr.,** On the development and structure of the Whales. I. Bergens Museum, V, 1894.
Harmer, S. F., On Commerson's Dolphin and other Species of Cephalorhynchus. Proc. Zool. Soc. London 1922.
— On Mesoplodon and other Beaked Whales. Ibid., 1924.
Houssay, F., L'asymétrie du crâne chez les Cétacés et s. rapports avec l. loi de l'action et de l. réaction. Anat. Anz., 36, 1910.
Japha, A., Die Haare der Waltiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. usw., XXXII, 1911.
Jungklaus, F., Der Magen der Cetaceen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. N. F., XXV.
Kellogg, R., Descript. of an apparently New Toothed Cetacean from South California. Smithson. Miscell. Collect., vol. 76, Nr. 7, 1923.
— Descript. of the Skull of Megaptera miocaena, a Fossil Humpback Whale fr. the Miocene Diatomaceous Earth of Lompoc, California. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 61, Art. 14, 1922.
— Descript. of two Squalodonts recently discov. in the Calvert Cliffs, Maryland; and Notes on the Shark-Toothed Cetaceans. Ibid., vol. 62, Art. 16, 1923.
— A Fossil Porpoise from the Calvert Format. of Maryland. Ibid., vol. 63, Art. 14, 1924.
— Addit. Tertiary History of the Pelagic Mammals on the Pacif. Coast of N. America. Contrib. to Palaeont. fr. the Carnegie Instit. Washington 1925.
— A Fossil Physeteroid Cetacean from Santa Barbara County, California. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, vol. 66, Art. 27, 1925.
— The Relationships of the Tertiary Cetacans of Jugo-Slavia to those of Eastern N. America. Festschr. f. Gorjanovič-Kramberger, Agram 1925.
Supplem. Observat. on the Skull of the Fossil Porpoise Zarhachis flagellator Cope. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 67, Art. 28, 1926.
Study of the Skull of a Fossil Sperm Whale fr. the Temblor Miocene of Southern California. Carnegie Instit., Washington, Publ. Nr. 346, 1927.
– Kentriodon pernix, a Miocene Porpoise fr. Maryland. Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, vol. 69, Art. 19, 1927.
Klaatsch, H., Die Eihüllen von Phocaena communis Cuv. Arch. f. mikrosk. Anat. 1885.
Kükenthal, W, Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anz., III, 1888, p. 638 u. 912.
— Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. I., II. Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, III, 1889—1893.
– Über Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen. Anat. Anz., X, 1895.
— Die Wale der Arktis. In Fauna arctica, I. Jena 1901.
— Die Ursache der Asymmetrie des Walschädels. Anat. Anz., XXXIII, 1908.
— Untersuchungen an Walen. 1. u. 2. Teil. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XLV, 1909; LI. N. F., XLIV, 1914.
— Haare bei erwachsenen Delphinen. Anat. Anz., 35 (1909), 1910.
— Zur Stammesgeschichte der Wale. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1922.
— Die Brustflosse des Grönlandwales. Bydragen tot de Dierkunde, Feestnummer. Leiden 1922.
Kunze, A., Über die Brustflosse der Wale. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. usw., XXXII, 4. Heft, 1912.
Leboucq, H., Über Nagelrudimente an der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenier. Anat. Anz., 4. Band, 1889, No. 6.
Lönnberg, E., Remarks on the Dentition of Delphinapterus leucas. Arkiv f. Zool., VII, No. 2. Stockholm 1910.
— The pelvic bones of some Cetacea. Ibid., No. 10, 1910.
— Cetological Notes. Ibid., XV, No. 24, 1923.
Lütken, C. F., Krit. Stud. over Nogle Tandhvaler af slaegterne Tursiops, Orca og Lagenorynchus. Vidensk. Selsk. Skr., 6. R., IV, 1887.
— Bidr. til Kundskab om de tre pelagiske Tandhval-Slaegter Steno, Delphinus og Prodelphinus. Mém. de l'Acad. Roy. de Copenhague, 6m série, Cl. d. Sci., vol. V, 1889.
Lydekker, R., Cetacean skulls from Patagonia. Palaeontol. Argentina, II. Ann. del Museo de La Plata 1893.
Matsumoto, H., On some Fossil Cetaceans of Japan. Sci. Rep. of the Tohoku Imper. Univ. (2), X, No. 1, 1926.
Matthes, E., Einige Bemerkungen über das Gehörorgan von Walen und Sirenen. Anat. Anz., 41, 1912.

Müller, Joh., Bericht über ein neu entdecktes Cetaceum aus Radoboy. Delphinopsis Freyeri. Sitzg. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. Wien, X.

Murie, J., On the organization of Globiocephalus melas. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 1874.

Neuville, H., Sur l'appareil respirat. des Cétacés. Bull. Mus. Paris 1921, 1922, 1923.

Pettit, A., Descr. des encéphales des Grampus, Steno et de Globicephalus. Campagnes scient. Monaco. Fosc. XXXI, 1905.

Pilliet, A. et **Boulart, R.,** L'estomac des Cétacés. Journ. Anat. Physiol., XXXI, 1895.

Pompeckj, J. F., Das Ohrskelet von Zeuglodon. Senckenbergiana, IV. Frankfurt a. M. 1922.

Racovitza, E. G., Cétacés in Result. du voy. du S. Y. Belgica. Anvers 1903.

Rapp, Die Cetaceen. Stuttgart 1837.

Ridewood, W. G., Observ. on the Skull in foetal specs. of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 211, 1922.

Ryder, J. A., On the probable origin etc. of the flukes of Cetaceans and Sirenians. Amer. Natural., XIX, 1885.

— On the genesis of the extra-terminal phalanges in the Cetacea. American Natural. 1885.

Sanctis, L. de, Monogr. zoot.-zool. sul Capidoglio arenato a Porte d. Giorgio. Atti d. Lincei d. sc. fis., ser. III, IX, 1879.

Schulte, H. von W., Anatomy of a Foetus of Balaenoptera borealis. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist. N. S., vol. I, Part. VI, 1916.

— and **Forest Smith, M. de,** The external Characters, skeletal Muscles, and peripheral Nerves of Kogia breviceps (Blainville). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXXVIII, Art. II, 1918.

Struthers, J., Account of rudiment. fingermuscles in Hyperoodon. Journ. Anat. and Phys. 1874.

— On the bones, articulations, and muscles of the rudimentary hind-limb of Balaena mysticetus. Ibid., XV, 1881.

— Mem. on the anatomy of Megaptera longimana. Ibid., 1887—1889.

— On the rudimentary hind-limb of a great Fin-Whale (Balaenoptera musculus). Ibid., XXVII, 1893.

— On the carpus of Balaena mysticetus and of Fin-Whales. Ibid., XXIX. 1895.

Symington, J., Observ. on the Cetaceen Flipper etc. Journ. of Anat. Physiol., vol. XL, 1906.

True, F. W., Review of the family Delphinidae. Bull. U. S. Nat. Museum, No. 36. Washington 1889.

— The Whalebone Whales of the Western North Atlantic. Smithsonian Contrib. to Knowledge, XXXIII, 1904.

— A New Genus of Fossil Cetaceans from Santa Cruz Territory, Patagonia; and Descr. of a Mandible and Vertebrae of Prosqualodon Smiths. Miscell. Coll., 52, Prt. 4, 1909.

— Descr. of a Skull and some Vertebrae of the Fossil Cetacean Diochotichus vanbenedeni from Santa Cruz, Patagonia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, XXVIII, 1910.

— A Fossil Toothed Cetacean from California. Smithson. Miscell. Coll., vol. 60, No. 11, 1912.

— Descript. of a New Fossil Porpoise of the Genus Delphinodon fr. the Miocene Formation of Maryland. Journ. Acad. Sci. Philad. (2. Ser.), XV, 1912.

Tullberg, T., Bau und Entwicklung der Barten bei Balaenoptera. Nov. Act. Soc. Scient. Upsaliensis (3), XI, 1883.

Turner, W., A contribut. to the anatomy of Globiocephalus. Journ. Anat. and Phys., II, 1868.

— On the gravid Uterus in the Cetacea (Orca gladiator). Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XXVI, 1871.

— The form and struct. of the teeth of Mesoplodon Layardii. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 1880.

— The anatomy of a second specimen of Sowerbys Whale. Journ. of Anat. and Phys., XX, 1886.

Vrolik, W., Natuur- en Ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoödon. Natuurk. Verhand. Holl. Maatsch. v. Wetensch. Haarlem, 2de Verzam., V (1848), 1849.

Watson, M. and **Young, H.,** Anatomy of Delphinapterus. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XXIX, 1880.

Weber, Max, Beitrag zur Anatomie und Phylogenie der Cetaceen. In Studien über Säugetiere, I. Jena 1886.

— Über die cetoide Natur der Promammalia. Anat. Anz., II, 1887.

Weber, Max, Anatomisches über Cetaceen. I. Carpus, II. Magen. Morphol. Jahrb., XIII, 1888.
— Die Cetaceen der Siboga-Expedit. Leiden 1923.
Winge, H., Udsigt over Hvalernes indbyrdes Slaegtskab. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., Bd. 70, 1918. (L.)

Ungulata.

Ameghino, F., S. les Ongulés foss. de l'Argentine. Revista d. Jardin zool. d. Buenos Aires, II, 1894.
Baur, G., Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier und der Ungulaten im allgemeinen. Morphol. Jahrb., XV.
Beddard, F. E., Contrib. to the Anatomy of Certain Ungulata, includ. Tapirus, Hyrax and Antilocapra. Proc. Zool. Soc. London 1909, I.
Bergmann, C., Zur Kenntnis des Tarsus der Wiederkäuer und paarzehigen Pachydermen. Rostock 1859.
Disselhorst, R., Zur Morphologie und Anatomie der Halsanhänge bei Menschen und den Ungulaten. Anat. Anz., 28, 1906.
Eber, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Unpaarzeher- und Paarzeherfußes. Berlin 1895.
Filhol, H., Recherches s. l. Phosphorites du Quercy. Ann. d. Sc. geolog., VIII, 1877.
Grix, E., Beiträge zur Kenntnis der Halswirbelsäule der Ungulaten. Diss. Bern 1900.
Kinberg, J. G. H., Undersök. rörande Djurens historia. Öfvers. Kgl. Vetensk. Akad. Förhandl. London 1869.
Krueg, J., Über die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878.
Kunsien, L., Über die Entwicklung des Hornhufes bei einigen Ungulaten. Diss. Dorpat 1882.
Lesbre, X., L'existence d'une vestige de clavicule chez les Pachydermes, les Ruminants et les Solipèdes domestiques. Compt. rend. Soc. d. biol. d. Paris 1896, p. 477.
Loomis, Fr. Br., The Deseado-Formation of Patagonia. Eigth Amherst Exped. 1911. Amherst. Mass. 1914.
Leuthardt, F., Über die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zool. Jahrb., syst. Abt., 1891.
Lydekker, R., A study of the extinct Ungulata of Argentinia. Palaeont. Argentina, II. Ann. del Museo de La Plata 1893.
— Suppl. observ. on the extinct. Ungulates of Argentinia. Palaeont. Argentina, III. Ann. del Museo de La Plata 1894.
— Catal. Ungulate Mammals. Brit. Mus., vol. I—V, London 1913—1916.
Osborn, H. F., The evolution of the ungulate foot. Trans. Amer. Phil. Soc. N. S., XVI, 1889.
— The rise of the Mammalia in North America. Amer. Journ. of Sci. (3), XLVI, 1893.
— Evolution of Mammalian Molar Teeth to and from the Triangular Type. New York 1907.
Pavlow, M., Etudes s. l'histoire paléont. des Ongulés I—VII. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou 1887—1900.
Schlosser, M., Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systemat. der Paar- und Unpaarhufer. Morphol. Jahrb., XII, 1886.
Schwalbe, G., Über die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morphol. Arbeit., VIII, 1898.
Scott, W. B., On the osteology of Mesohippus and Leptomeryx, with observ. on the modes and factors of evolut. in the Mammalia. Journ. of Morphol., V, 1891.
— and **Osborn, H. F.,** Prelim. account on the foss. Mammals from the White River Formation I. Bull. Mus. Comp. Zool., XIII, 1887.
Stehlin, H. G., Die Säugetiere des schweizer. Eocäns. Abh. d. schweizer. paläontol. Ges., XXX, 1903; XXXII, 1905.
Taeker, J., Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten. Dorpat 1892.
Turner, H. N., On the evidence of affinity afford. by the skull in the Ungulata. Proc. Zool. Soc. London 1849.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Brasilien. E. Museo Lundi. Kjøbenhaven 1906.
Wortman, J. L., A new theory of the mechanic. evolut. of the metapodial keels of Diplarthra. Americ. Naturalist 1893, p. 421.

XIV. Subungulata.

Adloff, P., Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax. Zeitschr. f. Morpholog. u. Anthropol., Bd. V, Heft 1, 1902. Hyraco Embrith
Andrews, C. W., A descript. Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt. British Mus. London 1906.
Beddard, F. E., Contributions to the Anatomy of certain Ungulata, including Tapirus, Hyrax, and Antilocapra. Proc. Zool. Soc. London, I, 1909.
Brandt, J. F., Untersuchungen über die Gattung Hyrax. Mém. Acad. sc. Pétersbourg, VII. ser., T. XIV, 1869.
Brauer, A., Zur Kenntnis des Gebisses von Procavia. Sitzber. Gesellsch. naturf. Fr. Berlin 1913, Nr. 2, pp. 118—125.
— Weitere neue Procavia-Arten aus dem Kgl. Zoolog. Mus. in Berlin. Ibid., pp. 125 bis 141.
— Die Verbreitung der Hyracoiden. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1916.
George, M., Monographie anat. des Mammifères du genre Daman. Bibl. de l'École d. Hautes Études Sect. sc. nat., XII, 1875.
Lönnberg, E., Mammals collected by H. R. H. Prince Vilhelm's expedition to British East Africa 1914. Ark. Zool., Nr. 12, Stockholm 1916.
Lonsky, F., Zur Anatomie des Darmrohres und des Urogenitalsystemes von Hyrax. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 37, 1903.
Major, C. I. Forsyth, The Hyracoid Pliohyrax graecus from Samos and Pikermi. Geolog. Magazine 1899.
Matsumoto, H., Megalohyrax Andrews and Titanohyrax, g. n. A Revision of the Genera of Hyracoids from the Fayûm, Egypt. Proc. Zool. Soc. London, Prt. IV (1921) 1922.
Mollison, Th., Die Rückendrüse von Dendrohyrax terricola. Morphol. Jahrb., Bd. XXXIV, Heft 2, 1905.
Murie and **Mivart,** On the myology of Hyrax. Proc. Zool. Soc. London 1865.
Thomas, O., On the species of the Hyracoidea. Proc. Zool. Soc. London 1892.
Osborn, H. F., Milk-dentition of the Hyracoid Saghatherium from the upper Eocene of Egypt. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 22, 1906.
Schlosser, M., Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fayûm (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ungarns u. d. Orients, XXIV, Wien, 1911.
Turner, W., Note on the placentation of Hyrax. Proc. Roy. Soc. London 1875—1876.
Woodward, M. F., On the milkdentition of Procavia. Proc. Zool. Soc. London 1892.

Abel, O., Neue Rekonstruktion des Mammut nach den Zeichnungen der Eiszeitmenschen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, LXIV, 1914. Proboso
— Die Rekonstruktion von Mastodon angustidens Cuv. Naturw. Wochenschr., 34, 1919.
Adloff, Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Anat. Anz., 52. Bd., Nr. 23/24, 1920.
Andrews, Ch. W., On a New Species of Dinotherium (Dinoth. hobleyi) from British East Africa. Proc. Zool. Soc. London, II, 1911.
— Note on the Skull of Dinotherium giganteum in the British Museum. Proc. Zool. Soc. London, III, 1921.
Anthony et **Coupin,** Nouv. recherch. s. les cavités nasales de l'éléfant. Arch. anat. hist. embryol., 4, 1—3, 1925.
Assheton, R., The Morphology of the Ungulate Placenta, particularly the Development of that Organ in the Sheep, and Notes upon the Placenta of the Elephant and Hyrax. Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 198, 1906.
— and **Stevens, T. G.,** Notes on the structure and development of the Elephant's placenta. Quart. J. Micr. Sci., XLIX, 1905.
Barbour, E. H., Tetrabelodon Abeli sp. n. Bull. 9 Nebraska State Mus. Lincoln 1925.
— Sceletal Parts of the Columbian Mammoth, Elephas Maibeni sp. nov. Ibid., I, 1925.
— Preliminary Notice of a new Proboscidian, Ambelodon Fricki gen. et spec. nov. Ibid., I, 1927.
Bindewald, C., Rhinencephalon von Elephas indicus. Zool. Jahrb. (Anat.), 35, 1913.
Boas und **Paulli,** The elephants head. Prt. I u. II, 1908, 1925. G. Fischer, Jena.
Bolk, L., Anatomische Bemerkungen über einen Fetus von Elephas africanus. Verhandl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam (2de Sectie), Dl. XIX, Nr. 6, 1917.
— Odontologische Studien III. Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Jena 1919.
Chapman, H. C., The placenta and generat. apparat. of the Elephant. Journ. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, ser. 2, VII.

Claudius, Das Gehörlabyrinth von Dinotherium giganteum. Cassel 1865.
Cnyrim, E., Zu der Schläfendrüse und zum Lidapparate des Elefanten. Anat. Anz., 46. 1914.
Cook, H. J., Two new Bunomastodons from Colorado. Proc. Colorado Mus. N. H., IV, 1922.
Depéret, Ch., Mayet, L., Roman, F., Les Eléphants pliocènes. Ann. de l'Univ. de Lyon. Fasc. 42, 1923.
Dexler, H., Zur Anatomie des Zentralnervensystems von Elephas indicus. Arbeit. a. d. Neurolog. Inst. Wien. Festschrift 1907.
Dietrich, W. O., Vergleichend-kraniologische Bemerkungen über Mastodon Pentilici. Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1919.
— Über den „horizontalen" Zahnwechsel bei Mastodon und Elephas. Centralbl. f. Min., Geol., Paläont. 1921.
Eales, Nellie B., The anatomy of the head of a foetal african Elephant. I, II. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 1926 u. 1928.
Eggeling, H., Über die Schläfendrüse des Elefanten. Biol. Centralbl., Bd. 21, 1901.
Forbes, W. A., On the anatomy of the african Elephant. Proc. Zool. Soc. London 1879.
Forster-Cooper, C., Miocene Proboscidia from Baluchistan. Proc. Zool. Soc. London, III, 1922.
— Elephas antiquus. Pr. Cambridge Phil. Soc. (Biol.), I, 1924.
Gawrilenko, A., Die Evolution des Karpus bei den Proboscidiern. Anat. Anz., 58, 1924, Nr. 9/10.
Gebhardt, Ein interessantes Bildungsgesetz (Elefantenstoßzahn). Verhandl. Anat. Anz., XX, 1906.
Goldschmidt, W., Über das Fehlen der Pleurahöhle beim afrikanischen Elefanten. Morphol. Jahrb., Bd. XL, Heft 2 u. 3, 1909; Bd. LXII, 1911.
Hay, O. P., Descript. of a New species of Mastodon, Gomphotherium elegans, from the Pleistocene of Kansas. Proc. U. S. Nat. Mus., 53, 1917.
— On remains of Mastodons found in Texas. Ibid., 66, 1925.
Hoyer, H., Über die Haut und Behaarung des Rhinoceros und Mammuts von Starunia in Galazien. Zt. f. Morphol. u. Anthrop., XVIII, 1914.
Kittel, E., Das Dinotheriumskelet von Franzensbad. Wochenschr. „Urania", Wien, I, 1918.
Kollmann, J., Über die Struktur der Elefantenzähne. Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. bayer. Akad. d. Wiss. München 1871.
Kolmer, W., Über die Tastorgane von Elephas indicus. Anat. Anz., 54, 1921.
Lang, H., Problems and Facts about frozen Siberian Mammoths. Zoologica, New York, IV, 1925.
Lönnberg, E., Demonstration eines Foetus vom westafrikanischen Elefanten, Elephas cyclotis Matschie. Compt. rend. du 6me Congr. intern. de Zool. Session de Berne 1904.
— Mammals collected in Central Africa by Captain E. Arrhenius. Stockholm Vet.-Ak. Handl., 58, Nr. 2, 1917.
Lydekker, R., The Ears as a Race-Character in the African Elephant. Proc. Zool. Soc. London, I, 1907.
Makiyama, J., Notes on a fossil Elephant from Sahamma, Tôtômi. Mem. College of Sci. Kyoto Imp. Univ., I, 1924.
Matsumoto, H., A Contribution to the knowledge of Moeritherium. Bull. Amer. Mus. N. H., XLVIII, 1923.
— A revision of Palaeomastodon. Bull. Amer. Mus. N. H., L, 1924.
Matthew, W. D., Mammoths and Mastodons. Amer. Mus. N. H., Nr. 43, 1915.
Mayer, C., Anat. Elephas. Nova Acta Acad. Leopold 1847.
Miall, L. C. and **Greenwood,** Anatomy of the Ind. Elephant. Journ. Anat. and Phys., XII, 1878; XIII, 1879.
Moebius, K., Die Behaarung des Mammuts und der lebenden Elefanten, vergleichend untersucht. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1892.
Moysisovics, A. v., Zur Kenntnis des afrikanischen Elefanten. Arch. f. Naturgesch. 1879.
Osborn, H. F., New Fossil Mammals from the Fayûm Oligocene, Egypt. N. Y. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 24, 1908.
— Restorat. of the World Series of Elephants and Mastodonts. Bull. Geol. Soc. America, XXV, 1914.
— The Evolution. Phylogeny and Classification of the Proboscidea. Amer. Mus. Novitates, Nr. 1, 1921.

Osborn, H. F., First Appearance of the true Mastodon in America. Ibid., Nr. 10, 1921.
— Evolution, Phylogeny and Classification of the Mastodontoidea. Bull. Geol. Soc. America, XXXII, 1921.
— Species of Amer. Pleistocene Mammoths. Ibid., Nr. 41, 1922.
— Dibelodon edensis Frick. of South. California, Miomastodon of Middle Miocene. Amer. Mus. Novitates, Nr. 49, 1922.
— Migrations and Affinities of the fossil Proboscideans of Eurasia, North. and South America and Africa. Amer. Naturalist, LVI, 1922.
— Mastodons of the Hudson Highland. Nat. Hist. New York, XXIII, 1923.
— Parelephas in relat. to phyla and genera of the family Elephantidae. Amer. Mus. Novitates, Nr. 152, 1924.
— The Elephants and Mastodonts Arrive in America. Nat. Hist. New. York, XXV, 1925.
— Final Conclus. on the Evolution, Phylogeny and Classification of the Proboscidea. Proc. Amer. Phil. Soc., LXIV, 1925.
— Addit. new Genera and Species of the Mastodontoid Proboscidea. Amer. Mus. Novitates, Nr. 238, 1926.
Pavlow, M., Les éléphants fossiles de la Russie. Nouv. Mém. d. l. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, T. XVII, Livr. 2, 1910 (cfr. Nature Aug. 17, 1911, p. 229).
Plateau et **Liénard**, Observ. s. l'anat. de l'Eléphant d'Afrique. Bull. Acad. d. sc. de Belgique 1881.
Pohlig, H., Dentition und Kraniologie des Elephas antiquus usw. Nova Acta Ac. Leop. Car., LIII, 1889; LVII, 1892.
Röse, C., Über den Zahnbau und Zahnwechsel von Elephas indicus. Morph. Arb., III, 2. Heft, 1893.
Ruge, G., Form des Brustkorbes und Lagerung der Lungen im Brustkorbe beim indischen Elefanten. Morphol. Jahrb., Bd. XXXV, Heft 3, 1906.
Sandford, K. S., The fossil Elephants of the Upper Thames Basin. Quart. Journ. Geol. Soc., LXXXI.
Schmidtgen, O., Elephas trogontherii Pohl. Paläont. Zeitschr., VIII, 1926.
Slade, H., On the mode of copulation in the Indian Elephant. Pr. Zool. Soc. London 1903, I.
Soergel, W., Die pliocänen Proboscidier der Mosbacher Sande. Jahresb. d. Oberrhein. Geol. Vereins. N. F., V, 1916.
— Zur Abstammung des Elephas antiquus. Centralbl. f. Min., Geol., Paläont. 1917.
— Elephas Columbi Falc. etc. Geol. u. Paläont. Abh. (N. F.), XIV, Jena 1921.
Stehlin, H. G., Über Milchincisiven miocäner Proboscidier. Eclogae geolog. Helvetiae, XIX, 1926.
Todd, Wingate, T., Notes on the Respiratory System of the Elephant. Anat. Anz., Bd. 44, 1913.
Toldt, K., Über die äußere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus. Denkschr. mathem.-naturw. Kl. Akad. Wien, Bd. XC, 1913.
Watson, M., Contribution to the anatomy of the Ind. Elephant. Journ. Anat. and Phys., VI, 1872; VII, 1873; VIII, 1874; IX, 1875.
— On the anat. of the female organs of the Proboscidea. Trans. Zool. Soc. London, XI, 1881.
Weber, Max, Anat. Bemerkungen über Elephas. In: Studien über Säugetiere, II, Jena 1898.
Weithofer, K. A., Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier. Morphol. Jahrb., XIV.
Wettstein, O., Äußere morphol. Unterschiede zwischen Feten von Elephas africanus und E. maximus. Ark. f. Zoologi, Bd. 13, Nr. 15, Stockholm 1920.
Für weitere Literatur vgl. O. Abel, Stämme der Wirbeltiere, 1919.

Sirenia

Abel, O., Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. XIX, Heft 2, 1904.
— Über Halitherium bellunense, eine Übergangsform zur Gattung Metaxytherium. Jahrb. geol. R. Anst. Wien, t. LV, 1905.
— Die Milchmolaren der Sirenen. Neues Jahrb. f. Miner., Geol. u. Paläont., II, 1906.
— Die eocänen Sirenen der Mittelmeerregion. I. Teil: Der Schädel von Eotherium aegyptiacum. Palaeontographica, LIX, 1913 (L.).
Albrecht, P., S. l. présence d'epiphyses terminales sur le corps des vertèbres de Manatus. Bull. Musée roy. d'hist. nat. d. Belgique, II, 1883.

Andrews, C. W., On some similarities in the evolution of the dentit. in the Sirenia and Proboscidea. Ann. Mag. Nat. Hist., 13, 1924.

Annandale, N., Notes on the species, extern. characters and habits of the Dugong. Journ. and Proc. Asiat. Soc. of Bengal. (N. S.) I, 1905.

Beddard, F. E., Notes upon the anat. of a Manatee. Proc. Zool. Soc. London 1897.

Brandt, J. F., Symbolae sirenologicae. Mém. Ac. St. Pétersbourg 1869.

Claudius, Das Gehörorgan von Rhytina Stelleri. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 7. sér., XI.

Dépéret, Ch. et **Roman, Fr.,** Le Felsinotherium Serresi des sables pliocènes de Montpellier. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, XI, 1920 (LL.).

Dexler, H., Das Hirn von Halicore dugong Erxl. Morphol. Jahrb., Bd. XLV, Heft 1, 1912.

— u. **Eger, O.,** Beiträge zur Anatomie des Säugerrückenmarkes. I. Halicore dugong Erxl. Morphol. Jahrb., 43, 1911.

— u. **Freund, L.,** Zur Biologie und Morphologie von Halicore dugong. Arch. f. Naturgesch., 72. Jahrg., I. Bd., 2. Heft, 1906.

Dilg, C., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie u. postembryonalen Entwicklung des Schädels bei Manatus inunguis Natt. Morphol. Jahrb., 39, Heft 1, 1909.

Dosch, F., Bau und Entwicklung des Integuments der Sirenen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., 53. Bd., 1915.

Freund, L., Die Osteologie der Halicoreflosse. Z. f. wiss. Zool., LXXVII, 1904.

— Das Sternum von Halicore dugong. Z. f. Morphol. u. Anthrop., VIII, 1905.

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schädels von Halicore dugong Erxl. in: Semon, Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malay. Arch., IV, 1908, Jen. Denkschr., VII.

— Der eigenartige Bau der Sirenenniere. Verhandl. des VIII. Intern. Zoologen-Kongr. Graz (1910) 1912.

— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Sirenen. Morphol. Jahrb., Bd. 49, 1915, Heft 3.

Gudernatsch, J. F., Zur Anatomie und Histologie des Verdauungstraktes von Halicore dugong. Morphol. Jahrb., 37, 1908, Heft 4; II. Die Zunge von Manatus latirostris Harl. l. c., 40, 1910.

Harting, P., Het ei en de Placenta van Halicore dugong. Utrecht 1878. Auch: Tijdschr. Ned. Dierk. Ver., IV, 1879.

Hartlaub, C., Beitrag zur Kenntnis der Manatus-Arten. Zool. Jahrb., I, 1886.

Howes, G. B. and **Harrison, J.,** On the Skeleton and Teeth of the Austral. Dugong. Brit. Assoc. 1892.

Kükenthal, W., Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Sirenia. Semon: Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena 1897.

— Zur Entwicklung des Gebisses des Dugong, ein Beitrag zur Lösung der Frage nach dem Ursprunge der Säugetierzähne. Anat. Anz., Bd. 45, 1914.

Leboucq, H., Über Nagelrudimente an der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenia. Anat. Anz., 4, 1889.

Lorenz, L. v., Das Becken der Stellerschen Seekuh. Abhandl. k. k. geol. Reichsanst., Bd. XIX, Heft 3, 1904.

Lydekker, R. and **Thomas, O.,** On the number of grinding-teeth possessed by the Manatee. Proc. Zool. Soc. London 1897.

Matthes, E., Einige Bemerkungen über die Gehörorgane von Walen und Sirenen. Anat. Anz., 41, 1912.

— Zur Entwicklung des Kopfskeletes der Sirenen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., LX, 1921.

Matthew, W. D., New Sirenian from the Tertiary of Porto Rico, West Indies. Ann. New York Acad. Sci., XXVII, 1916.

Murie, J., On the form and structure of the Manatee. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 3, 1872; XI, 2, 1880.

— On the form and structure of the Manatee. Trans. Zool. Soc. London 1874.

Petit, G., Recherches anatomiques sur l'appareil génito-urinaire male d. Siréniens. Arch. de Morphol. 1925.

Riha, A., Das männliche Urogenitalsystem von Halicore dugong Erxl. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. XIII, Heft 3, 1911.

Stannius, H., Beitrag zur Kenntnis der amerikanischen Manatis. Rostock 1845.

Stromer, E., Untersuchung der Hüftbeine und Hüftgelenke von Sirenia und Archaeoceti. Bayer. Akad. d. Wiss. München 1921.

Turner, W., The foetus of Halicore dugong and of Manatus senegalensis. Journal of Anat. and Phys., XXVIII, 1894.
Vrolik, W., Bijdr. tot d. Nat. en Ontleedkundige kennis v. d. Manatus. Bijdr. tot d. Dierkunde, I. Amsterdam 1854.

XV. Notoungulata und Pyrotheria.

Ameghino, F., Palaeontologia Argentina. La Plata 1904.
— Linea filogenetica de los Proboscideos. An. d. Museo Nac. de Buenos Aires (3), VIII, 1902.
— Le Pyrotherium n'est pas parent du Diprotodon. Ibid.
— Les Toxodontes à Cornes. Ibid., XVI, 1907.
Gaudry, A., Fossiles de Patagonie. Ann. de Paléontologie, I, 3. Paris 1906.
Gervais, P., Remarques s. l. Typotherium. Zool. et Paléontol. générales. Paris 1867 bis 1869.
Lydekker, R., Palaeontologia Argentina. La Plata 1883.
Scott, W. B., A History of Land Mammals in the Western Hemisphere. New York 1913.
Sinclair, W. J., Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part I. Typotheria. Rep. Princeton Univ. Exped. to Patagonia, 1896—1899, VI, 1909.

XVI. Artiodactyla.

1. Allgemeine Werke.

Baur, G., Der Carpus der Paarhufer. Morphol. Jahrb., IX.
Cope, E. D., The Artiodactyla. Amer. Naturalist, XXII, XXIII, 1888, 1889.
Depéret, Ch., Über die Fauna von miocänen Wirbeltieren aus der ersten Mediterranstufe von Eggenburg. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, CIV. Bd., 1895.
Loomis, F. B., Dentition of Artiodactyls. Bull. Geol. Soc. America, XXXVI, 1925.
Lull, R. S., New Tertiary Artiodactyls. Amer. Journ. Sci. (4), vol. L, Nr. 296, 1920.
Marsh, O. C., Miocene Artiodactyls fr. the Eastern Miohippus Beds. Amer. Journ. of Sci., XLVIII, 1894.
— Descr. of Tertiary Artiodactyls. Amer. Journ. of Sci., XLVIII, 1894.
Osborn, Scott and **Speier**, Palaeont. Report of the Princeton scient. Exped. of 1877. Contrib. Mus. Geol. and Arch. Princeton College 1878.
Pavlow, M., Études s. l'Hist. paléont. d. Ongulés. VII. Artiodactyles anciens. Bull. Soc. Natur. Moscou 1900.
Schmidt, M., Über Paarhufer der fluviomarinen Schichten des Fayûm. Geol. und paläont. Abh., XV. Jena 1913. (L).
Sinclair, J., A Revision of the Bunodont Artiodactyla of the Middle and Lower Eocene of N. America. Bull. Amer. Mus. N. H., XXXIII, 1914.
Stehlin, H. G., Die Säugetiere des schweizer. Eocäns. Abh. schweizer. paläont. Ges., XXIII, 1906; XXV, 1908; XXVII, 1910.

Zahlreiche Mitteilungen von **W. D. Matthew** und **W. Granger** über die Mongolischen Expeditionen des American. Museum Nat. Hist. in den Amer. Mus. Novitates seit 1925.

2. Bunoselenodontia und Neobunodontia.

Beaux, O. de, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Potamochoerus Gray. Zool. Jahrb., Bd. 47, Abt. f. Syst. 1924.
— La ricomparsa del Cinghiale nel Italia. Mem. della Soc. Ital. di sc. nat., IX, 3, 1927.
Cook, H. J., Oldest known Peccary fr. America. Pan.-American Geologist 1922.
Depéret, Ch., L'histoire géolog. et la phylogénie d. Anthracothéridés. Compt. Rend. Acad. d. Sci., Paris, T. 146, 1908.
Garrod, A. H., Note on the placenta of Hippopotamus. Proc. Zool. Soc. London 1871.
— On the brain etc. of Hippopotamus. Trans. Zool. Soc. London 1880.
Gidley, J. W., Pleistocene Peccaries fr. the Cumberland Cave Deposit. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 57, 1920.
Gratiolet, P., Rech. s. l'anatomie de l'Hippopotame. Paris 1867.
Hensel, R., Zur Kenntnis der Zahnformel für die Gattung Sus. Nov. Act. Leop. Carol., XXXVII, 1875.

Keibel, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. G. Schwalbes Morph. Arbeiten 1893.
Kowalewsky, W., On the osteology of the Hyopotamidae. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1873.
— Monographie der Gattung Anthracotherium. Palaeontographica, N. F., II (XXII), 1873
Lönnberg, E., Contrib. knowl. genus Potamochoerus. Ark. f. Zoologi, Bd. 7, Nr. 6, 1910.
Lothes, R., Anatomie und Physiologie des Schlundkopfes des Schweines. Berlin o. J.
Macalister, A., The anat. of Chaeropsis Liberiensis. Proc. of the Roy. Irish. Acad., I, Ser. II (Sci.), 1873.
Major, C. J., Forsyth, The Madagascar Pigmy Hippopotamus. Geol. Mag. London (IV), vol. IX, 1902.
— On the Pigmy Hippopotamus from the Pleistocene of Cyprus. Proc. Zool. Soc. London, II, 1902.
Matthew, W. D., Observat. upon the genus Ancodon. Bull. Amer. Mus. N. H., XXVI, 1909.
Morton, S. G., Add. observ. on Hippopotamus. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1. (2. ser.), 1849.
Nathusius, Herm. v., Vorstudien für die Geschichte und Zucht der Haustiere, zunächst am Schweineschädel. Berlin, Wiegandt und Hempel, 1864.
Palmer, R. W., The Brain and Brain-Case of a Fossil Ungulate of the Genus Anoplotherium. Proc. Zool. Soc. London 1913.
Parker, W. K., On the struct. and developm. of the skull in the pig. Phil. Tr. Roy. Soc. London 1874.
Pira, A., Studien zur Geschichte der Schweinerassen, insbesondere derjenigen Schwedens. Zoolog. Jahrb., Suppl. 10, Heft 2, 1909.
Pocock, R. I., On the external characters of the Pigmy Hippopotamus and of the Suidae and Camelidae. Proc. Zool. Soc. London 1923, III.
Reynolds, S. H., Monogr. Brit. Pleist. Mamm., vol. III, Prt. I. Hippopotamus. London 1922.
Rolleston, G., On the domestic pig of prehistoric times. Trans. Linn. Soc. London 1877.
Scott, W. B., The structure and relationships of Ancodus. Journ. Acad. Nat. Sci. Philadelphia (2), IX, 1895.
Stehlin, H. G., Über die Geschichte des Suidengebisses. Abh. d. Schweizer. paläont. Ges., XXVI, 1899.
Strauch, B., Vergleichende Untersuchungen über die Knochen und Muskeln der Gliedmaßen bei Dicotyles tajacu und Sus scrofa ferus. Inaug.-Dissert. 1907.
Wallenberg, Anatomische und morphologische Untersuchungen über die Carpal- und Mentalorgane der Suiden. Anat. Anz., XXXVII, 1910.

3. Selenodontia.

Allgemein

Garrod, A. H., Notes on the viscer. anat. and osteol. of the Ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1877.
Grote, R., Beitrag zur Entwicklung des Wiederkäuermagens. Diss. Halle a. S. 1897.
Hoffmann, A., Über die Entwicklung des Kronenzementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, LVIII, 1894.
Khomenko, J., La Faune méotique du village Taraklia (Bendery). Annuaire géolog. et mineral. d. l. Russie, vol. XV, livr. 4, 1913.
Lönnberg, E., Anatomy of the Ruminants. Ark. f. Zool., Bd. 5, No. 10, Stockholm 1909.
Martin, P., Entwicklung des Wiederkäuermagens und -darmes. Schweiz. Arch. f. Tierheilk., XXXI, 1889.
Matthew, W. D., On the skull of Apternodus and the Skeleton of a New Artiodactyl. Bull. Amer. Mus. N. H. N. York, XXVIII, 1910.
Pocock, R. I., On the Specialised Cutaneous Glands of Ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1910.
Scott, W. B., The selenodont Artiodactyls of the Uinta Eocene. Trans. Wagner Free Inst. Sc. Philad., VI, 1899.
Stehlin, H. G., Zur Kenntnis der postembryonalen Schädelmetamorphose bei Wiederkäuern. Basel 1893.
Vaerst, G., Über Vorkommen der Herzknochen bei Wiederkäuern. Dissert. Leipzig 1886.

Barbieri, C., Intorno alla placenta del Tragulus meminna. Anat. Anz., 28, 1906.
Boas, J. E. V., Zur Morphologie des Magens der Kameliden und der Traguliden und über die systematische Stellung der letzteren. Morph. Jahrb., XVI.
Chatin, J., Observ. s. l. myologie de l'Hyaemoschus. Ann. sc. nat., 5. sér., XV; 1872.
Edwards, A. Milne, Rech. anat. zool. et paléont. s. l. famille des Chevrotains. Ann. sc. nat. zool. (5), II, 1864.
Flower, W. H., Notes on the visceral anatomy of Hyomoschus. Proc. Zool. Soc. London 1867.
Garrod and **Turner,** On the gravid uterus and placenta of Hyomoschus. Proc. Zool. Soc. London 1878.
Gidley, J. W., Occurrence of a pleistocene Camel north of the arctic circle. Smithson. Miscell. collection, vol. 60, No. 26, 1913.
Kinberg, J. G. H., Monograph. zootom. I. Tragulus javanicus. Lundae 1849.
Kowalewsky, W., Osteologie des Genus Gelocus. Palaeontographica, XXIV, 1876.
Lesbre, T. X., Rech. anatom. s. l. Camélidés. Arch. du Mus. d'hist. nat. Lyon, VIII, 1903.
Lull, R. S., New Camels in the Marsh Collection. Amer. Journ. Sci., vol. I, 1921.
Merriam, J. C., The Skull and Dentition of a Camel from the Pleistocene of Rancho La Brea. Univ. California Public., vol. 7, No. 14, 1913.
Pavlow, M., Procamelus du gouvernement de Kherson. Mém. Soc. Nat. Moscou, XXV, livr. 2. Odessa 1903.
Pocock, R. I., On the External Charact. of Existing Chevrotains. Proc. Zool. Soc. London 1919, Prt. I, pp. 1—11.
Savi, P., Vescica che i Dromedari empettono dalla bocca. Pisa 1824.
Schuntermann, E., Über kastanienartige Bildungen an den Gliedmaßen von Lama huanachus. Anat. Anz., Bd. 60, Nr. 3, 1925.
Scott, W. B., On the osteology of Poëbrotherium. Journ. Morphol., V, 1891.
Strahl, H., Zur Kenntnis der Placenta von Tragulus javanicus. Anat. Anz., 26, 1905.
Wortman, J. L., The extinct Camelidae of North America. Bull. Amer. Mus. N. H., X, 1898.
Zdansky, O., Paracamelus gigas Schlosser. Palaeont. Sinica (C), vol. II, Fasc. 4, Peking 1926.

Abel, O., Über einen Fund von Sivatherium giganteum bei Adrianopel. Sitzber. Akad. d. Wiss. Wien, CXIII, Abt. I, 1904.
Adloff, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Cervidengebisses. Anat. Anz., 46, 1914.
Alexejew, A., Nouvelle espèce de cerfs fossiles d. environs du village Petroviérovka. Odessa 1913.
Andrews, C. W., A Descript. of the Skull and Skeleton of a Peculiar Modified Rupicaprine Antelope (Myotragus balearicus Bate), with a Notice of a New Variety, M. balearicus var. Major. Philos. Transact. London, vol. 206, 1915.
— A Mounted Skeleton of Myotragus balearicus. Geolog. Mag., vol. II, No. 614, 1915.
Boas, J. E. V., Über den Metatarsus der Wiederkäuer. Morphol. Jahrb., XVI.
— et **Petersen, G.,** Pukkelen hos Zebuoksen. Kgl. Veterinaer-og Landbohøjskole. Arsskrift 1921. Kopenhagen.
Bohlin, B., Die Familie Giraffidae. Palaeontol. Sinica (C), vol. IV, Fasc. 1. Peking 1926.
Brandt, J. F., Beiträge zur Naturgeschichte des Elens. Mém. d. l'Acad. imp. d. sc. St. Pétersbourg, VII. sér., XVI, 1870.
Brooke, V., On Hydropotes inermis and its cranial charact. Proc. Zool. Soc. London 1872.
— On the Antelopes of the genus Gazella. Proc. Zool. Soc. London 1873.
— On the classificat. of the Cervidae. Proc. Zool. Soc. London 1878.
Brown, B., A New Deer from the Siwaliks. Amer. Mus. Novit., Nr. 242, 1926.
Burne, R. H., Notes on some of the Viscera of an Okapi (Okapia johnstoni Sclater). Proc. Zool. Soc. London 1917.
Dames, W., Eine neue Antilope aus dem Pliocän von Pikermi in Attika. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1883.
Dietrich, W. O., Neue fossile Cervidenreste aus Schwaben. Jahreshefte Verein vaterl. Naturk. Württemberg, 66. Jahrg., 1910.
Durst, J. H., Versuch einer Entwicklung der Hörner d. Cavicornia. Festschr. f. A. Kraemer. Frauenfeld 1902.
Fambach, R., Die Ringbildung an den Hörnern der Cavicornier. Diss. Basel 1898.
Flower, W. H., On the struct. and affin. of the Musk-Deer. Proc. Zool. Soc. London 1875.

Gidley, J. W., An Extinct American Eland. Smiths. Misc. Coll. Wash. Publ. 2174, 1913.
Glitsch, L., Über den Bau der Nase der Antilope Saiga. Nov. Act. Leop. Carol. 1873.
Harlé, É. et **Stehlin, H. G.,** Un Capridé quaternaire de la Dordogne voisin du Thar actuel de l'Himalaya. Bull. Soc. Géol. de France (4), XIII, 1913.
Heller, K. M., Der Urbüffel von Celebes. Inaug. Diss. Rostock 1889.
Hilzheimer, M., Über die Systematik einiger foss. Cerviden. Centralbl. f. Mineral. usw. 1922, Nr. 22, 23.
Hopwood, A. D., A New Species of Buffalo from the Pleistocene of China. Ann. Mag. Nat. Hist. London (9), XVI, 1925.
Khomenko, J., Helladotherium Duvernoyi Gaudr. aus der Umgebung des Dorfes Taraklia im Benderisch. Kreise Bessarabiens. Kischinew 1913.
Kiernik, E., Reste einer Saiga-Antilope aus der Maszycka-Höhle bei Ojćow. Bull. Acad. Sci. Cracovie 1912.
Kowarzik, Rud., Der Moschusochs im Diluvium Europas und Asiens. Denkschr. Akad. Wien. mathem.-naturw. Kl., Bd. LXXXVII, 1912.
Lander, Kathleen, F., Some Points in the Anatomy of the Takin (Budorcas taxicolor whitei). Proc. Zool. Soc. London 1919.
Lankester, E. Ray., On Okapia. Trans. Zool. Soc. London XVI, 6, 1902.
— Origin of Lateral Horns of the Giraffe in Foetal Life on the Area of the Parietal Bones. Proc. Zool. Soc. London 1907, I.
— A monograph of the Okapi. British Mus. 1910.
Leisewitz, W., Über die rudimentären Metacarpalia bei recenten Cerviden und Boviden. Sitzber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, XXXVI, 1925.
Lönnberg, E., On the struct. and anat. of the Musk-Ox. Proc. Zool. Soc. London 1900.
— Studies on Ruminants I, II. Svenska Ak. Handl. Stockholm, XXXV, 1901.
Lydekker, R., The deer of all lands. London 1898.
— Wild oxen, sheep and goats of all lands. London 1898.
Lyon, M. W., Remarks on the horns and system. posit. Americ. Antelope. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., XXXIV, 1908.
Major, C. J. Forsyth, On the fossil remains of species of the family Giraffidae. Proc. Zool. Soc. London 1891.
— On the remains of the Okapi received by the Congo Museum in Brussels. Proc. Zool. Soc. London, II, 1902.
Matthew, W. D., Osteol. of Blastomeryx and Phylogeny of the Amer. Cervidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXIV, Art. XXVII, 1908.
— A Tree Climbing Ruminant. Amer. Mus. Journ., vol. XI, Nr. 5, 1911.
— Urus and Bison. Nat. Hist. New York, XXI, Nr. 6, 1921.
— and **Barbour, E. H.,** An Amer. Fossil Giraffe. Giraffa nebrascensis. Bull. 4, Nebraska State Mus. 1925.
Mc Clung, C. E., Restoration of Bison occidentalis. The Kansas Univ. Bull., IV, Nr. 10, 1908.
Merriam, J. C., A Peculiar Horn or Antler fr. the Mohave Miocene of California. Univ. of Calif. Public., vol. VII, Nr. 16, 1913.
Monticelli, F. S., Ricerche intorno al seno cutaneo interdigitale della Pecora. Atti d. R. Acc. d. Sc. Fis. e Matem., II, Ser. 2a, App. Nr. 1.
Moulin, F. de, Die oberflächlichen Rücken- und Halsmuskeln des indischen Büffels und des Zebu. Anat. Anz., 58, 1924.
Murie, J., On the Saiga Antilope. Proc. Zool. Soc. London 1870.
— Notes on the anat. of the Prongbuck, Antilocapra americana. Proc. Zool. Soc. London 1870.
Nitsche, H., Studien über Hirsche. Leipzig 1898.
Panceri, P., Studi sull anatomia della Giraffa. Atti R. Istit. Lombardo, I, 1858.
Pocock, R. J., On the External Characters of Elaphus, Hydropotes, Pudu and other Cervidae. Proc. Zool. Soc. London 1923.
Pohlig, H., Bovides fossiles de l'Italie. Bull. Soc. Belge de Géol. etc., XXV, Bruxelles 1911.
Popowa, N., Zur Morphologie des Extremitäten-Skelets der Artiodactyla Sus und Bos. Anat. Anz., 43, 1913.
Röse und **Bartels,** Über die Zahnentwicklung des Rindes. Schwalbes Morph. Arbeiten, VI, 1896.

Rütimeyer, L., Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturw., 1867, 1868.
— Beitrag zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche. Abh. Schweiz. paläont. Ges., VII (1881), X (1883).
Schaub, S., Nemorhoedus Philisi nov. spec., ein fossiler Goral a. d. Oberpliocän der Auvergne. Eclogae geolog. Helveticae, XVI, Nr. 5, 1922.
Sclater and **Thomas,** The book of Antelopes. London 1894.
Smith-Woodward, A., Note on the Occurrence of the Saiga Antelope in the Pleistocene Deposits of the Thames Valley. Proc. Zool. Soc. London 1890.
Soergel, W., Cervus megaceros mosbachensis n. sp. und der Stammesgeschichte der Riesenhirsche. Abhandl. d. Senckenb. Ges. Frankfurt a. M., 39. Bd., 4. Heft (LL).
Sokolowsky, A., Zur Biologie des Riesenhirsches. Biol. Zentralbl., Bd. 38, Nr. 3, 1918.
Stoß, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Diss. Leipzig 1892.
Toula, F., Vierhörnige Schafe aus dem diluvialen Lehm von Reinprechtspölla (N.-Ö.) und von der Einmündung der Wien in den Donaukanal. Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst. Wien, 57. Bd., 1907.
Turner, H. N., On the generic subdivis. of the Bovidae. Proc. Zool. Soc. London 1850.
Winzca, H., Über ein transitorisches Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonen eines Ungulaten. Morphol. Jahrb., XVI, 1890.
Zdansky, O., Fossile Hirsche Chinas. Palaeontol. Sinica (C), vol. II, Fasc. 3, Peking 1925.
— Weitere Bemerkungen über fossile Hirsche aus China. Palaeontol. Sinica (C), vol. V, Fasc. 1. Peking 1927.

Barbour, E. H. and **Cook, H. J.,** Notes on the Skull of Metoreodon. Nebraska Geol. Survey, vol. VII. Prt. 18, 1917.
Gilmore, Ch. W., Notes on a Newly mount. Skeleton of Merycoidodon, a Fossil Mammal. Proc. U. S. Nat. Mus. Wash., XXXI, 1906.
Loomis, F. B., On Ticholeptus rusticus and the Genera of Oreodontidae. Amer. Journ. of Sci., L, 1920.
— Oreodons of the Lower Harrison Beds. Ibid., VI, 1923.
— Miocene Oreodonts in the Amer. Mus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, vol. LI, Art. I, 1924.
— Leptauchenia and Cyclopidius. Amer. Journ. of Sci., IX, 1925.
Marsh, O. C., Principal characters of the Protoceratidae. Amer. Journ. Sci., IV, 1897.
Matthew, W. D., The skull of Hypisodus, with a revis. of the Hypertragulidae. Bull. Amer. Mus. nat. hist., XVI, 1902.
Scott, W. B., Beitrag zur Kenntnis der Oreodontidae. Morph. Jahrb., XVII, 1890.
— The osteology and relat. of Protoceras. Journ. Morphol., XI, 1895.
Thorpe, M. R., Leptauchenia Leidy and Cyclopidius (Pithecistes) Cope, with Descr. of New and Little Known Forms in the Marsh Coll. Amer. Journ. of Sci., I, 1921.
— John Day Promerycochoeri etc. Ibid.
— A New Merycoidodon. Ibid., II, 1921.
— A Newly Mounted Eporeodon. Ibid.
— John Day Eporeodons with Descr. of New Genera and Species. Two New Forms of Agriochoerus. Ibid., III, 1921.
— The Hyoid Apparatus of Merycoidodon. Ibid., V, 1923.
— The Primitive and Carnivore-like Charakt. of the Merycoidodontidae. Ibid., VI, 1923.
— The Generic Distinct. between Merycochoerus Leidy and Promerycochoerus Douglass. Ibid., VII, 1924.
— White River (Oligocene) Eporeodons. Ibid., 1924.
— The Geological History of the Oreodonts. Journ. of Mammalogy, vol. VI, Nr. 2, 1925.
Troxell, E. L., A Tiny Oligoc. Artiodactyl, Hypisodus alacer sp. nov. Amer. Journ. Sci. (4), vol. XLIX, Nr. 294, 1920.
Wortman, J. L., On the osteology of Agriochoerus. Bull. Amer. Mus. Nat. hist., VII, 1895.

Hype
tragul
Oreodon
Xiphodo

4. Hypoconifera und Caenotheriidae.

Kowalewsky, W., Osteologie des Genus Enteledon. Palaeontographica, XXII, 1876.
Marinelli, W., Untersuchungen über die Funktion des Gebisses der Entelodontiden. Palaeontol. Zeitschr., Bd. VI, 1924

Peterson, O. A., Revis. of the Entelodontidae. Mem. Carnegie Mus., vol. IV. Pittsburgh 1909.
Sinclair, W. J., Entelodonts from the Big Bad Lands of South Dakota etc. Proc. Amer. Philos. Soc., LX, No. 4, 1921.
— The Small Entelodonts of the White River Oligocene. Proc. Amer. Philos. Soc. LXI, No. 1, 1922.
Stehlin, H. G., Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns 1910. In p. 861 cit.
Troxell, E. L., Entelodonts of the Marsh Collection. Amer. Journ. of Sci., L, 1920. Literatur bis 1896 vergl. **O. Roger.** In p. 842 cit.

XVII. Mesaxonia.

1. Protungulata.

Cope, E. D., The Condylarthra. Amer. Naturalist 1884.
— The Vertebrata of the Tertiary Formations of the West. In p. 840 cit.
Earle, C., On the systemat. Position of the genus Protogonodon. Amer. Naturalist, XXVII. 1893.
Matthew, W. D., A Revision of the Puerco Fauna. Bull. Amer. Mus. N. H., IX, 1897.
Osborn, H. F., Evolut. of the Amblypoda. Part. I. Bull. Amer. Mus. N. H., X, 1898.
— Remounted Skeleton of Phenacodus primaevus. Comparison with Euprotogonia. Bull. Amer. Mus. N. H., X, 1898.
— and **C. Earle**, Fossil Mammals of the Puerco Beds. Bull. Amer. Mus. N. H., VII, 1892.

2. Perissodactyla.

gemein

Matthew, W. D., Absence of the Pollex in Perissodactyla. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXXVII, Art. XXI, 1917, pp. 573—577.
Osborn, H. F. and **Wortman**, Perissodactyls of Lower Miocene beds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VII, 1895.
Stehlin, Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Perissodactyla. Abh. schweiz. paläont. Ges., XXXI, 1904, XXXII, 1905.

piroidea

Beddard, F. E., Proc. Zool. Soc. London 1909. In p. 861 cit.
Cope, E. D., On the osteology of the extinct Tapiroid Hyrachyus. Amer. Phil. Soc. 1873.
Depéret, Ch., Études paléont. s. l. Lophiodons du Minervois. Arch. Mus. d'hist. nat. Lyon, IX, 1903.
Filhol, H., Études s. l. Vertèbres foss. d'Issel. Mém. Soc. géol. de France 1888.
Gaudry, A., La dentit. des ancètres des Tapirs. Bull. soc. géol. de France 1897.
Hatcher, J. B., Recent and fossil Tapirs. Amer. Journ. Sc. (4), I, 1896.
Hofmann, A., Fauna v. Göriach. Abh. d. Geolog. Reichsanstalt Wien, XV, 1893.
Wortman, J. L., Species of Hyracotherium and allied Perissodactyla from the Wasatch Wind River Beds of N. Amer. Bull. Amer. Mus. N. Hist., VIII, 1896.
Wortman and **Earle**, Ancestors of the Tapir from the Lower Miocene of Dakota. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V, 1893.

Rhino-
rotoidea

Abel, O., Die Molarisierung der oberen Prämolaren von Hyracodon nebrascensis Leidy. Paläontol. Zeitschr., VIII, Heft 3, 1926 (L).
— Kritische Untersuchung über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. Abhandlg. d. k. k. geol. Reichsanst. Wien, XX, Heft 3, 1910 (LL).
— Tertiäre Rhinocerosse. Abh. Geol. Reichsanst. Wien, XX, 1911.
Andree, J., Rhinocerotiden aus dem Unterpliocän von Samos. Paläontol. Zeitschr., Bd. 3, Berlin 1920.
Brandt, J. F., Versuch einer Monographie der tichorrhinen Nashörner. Mém. Ac. sc. St. Pétersburg (7), XXIV.
Borissiak, A., Die Osteologie des Epiaceratherium turgaicum n. sp. Soc. Pal. Russie Mem., I, 1918 (L).
— Über das Genus Indricotherium n. g. Mem. Acad. sc. Petersburg, VIII, Ser. 35, No. 6, 1923 (L).
— Brachypotherium aurelianense etc. of the Miocene Deposits of the Turgai Region. Bull. Acad. Sci. de U. R. S. S. 1927.
Breuning, St., Beiträge zur Stammesgeschichte der Rhinocerotidae. Verh. Zool.-bot. Ges., Wien, 73 (1923) 1924.

Douglas, E., Rhinoceros fr. the Oligocene and Miocene of N. Dakota and Montana. Ann. Carn. Mus., IV, 1908 (L).
Forster-Cooper, C., Baluchitherium osborni (? Syn. Indricotherium turgaicum Borissyak). Philos. Trans. of the Roy. Soc. London, vol. 212, 1923 (L).
— On the skull and dentition of Paraceratherium bugtiense. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 212. 1924 (L).
Flower, W. H., On some cranial and dental char. of the exist. spec. of Rhinocerosses. Proc. Zool. Soc. London 1876.
Garrod, A. H., On some points in the visc. anat. of the Rhinoceros of the Sunderbunds. Proc. Zool. Soc. London 1877.
— On the brain of the Sumatr. Rhinoceros. Trans. Zool. Soc. London 1879.
Heller, E., The white Rhinoceros. Smiths. Miscell. Coll., vol. 61, Nr. 1, 1913.
Hoyer, H., Über die Haut und Behaarung des Rhinoceros und Mammuts von Starunia in Galizien. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., XVIII, 1914.
— Das Untersuchungsergebnis am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers vom Rhinoceros antiquitatis Blum. Ibid., XIX, 1915.
Loomis, F. B., Rhinocerotidae of the Lower Miocene. Amer. Journ. Sci., 4. Ser., 26, No. 151, 1908. New Haven.
Mecquenem, R. de, Contrib. à l'Étude du Gisement d. Vertèbres de Maragha et de ses Environs. Délégation en Perse. Ann. d'Hist. Nat. 1908, I (L).
Niezabitowski, E., Die Überreste des in Starunia . . . . . gefundenen Rhinoceros antiquitatis Blumenbach. Bull. l'Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math. et Nat., Ser. B, 1911.
Osborn, H. F., Phylogenie of the Rhinocerosses of Europe. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, XIII, 1900.
— New Miocene Rhinocerosses with Revis. of known species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XX, 1904.
— The extinct Rhinocerosses. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., I, 1898.
— Baluchitherium. Natur. Hist., XXIII, 1923.
Peterson, O. A., The Amer. Diceratheres. Mem. Carnegie Mus. Pittsb. 7, 1920 (LL).
Pilgrim, G., The Vertebrate Fauna of the Gay Series in Bugti Hills and the Punjab. Mem. Geolog. Survey of India. Palaeontol. Indica N. S., vol. IV, No. 2, 1912 (L).
Repelin, J., Études Paléontolog. dans le Sud-Ouest d. l. France. Les Rhinocérotides de l'Aquitanien Supérieur de l'Agenais. Ann. Mus. d'Hist. Nat. de Marseille, XVI, 1917 (L).
Ringström, Torsten, Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. Paleontol. Sinica, Ser. C, I, Fasc. 4, 1924.
Roman, F. et **Joleand**, Le Cadurcotherium et Révision du Genre Cadurcotherium. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, X, 1909 (L).
— Les Rhinocérides de l'Oligocène d'Europe. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, XI, 1912.
Schroeder, H., Wirbeltierfauna des Moosbacher Sandes. I. Rhinoceros. I. Abhandl. Preuß. geol. Ld.-Anst. N. F. Heft 18, 1903, Berlin (L).
Scott, W. B., Die Osteologie von Hyracodon. Festschrift für Gegenbaur, II, 1896.
Sinclair, W. J., Hyracodons from the Big Bad Lands of South Dakota. Proc. Am. Phil. Soc., LXI, No. 1, 1922.
Troxell, E. L., New Amynodonts in the Marsh Coll., New Species of Hyracodon; Caenopus, the Ancestral Rhinoceros. Amer. Journ. Sci., II, 1921.
— A Study of Diceratherium and the Diceratheres. Ibid., II, 1921.
— Horned Eocene Ungulates. Ibid., IV, 1922.
— The Genus Hyrachius and its Subgroups. Ibid., IV, 1922.
Weber, M., Über tertiäre Rhinocerotiden von der Insel Samos. I. u. II. Bull. Soc. Impér. Nat. de Moscou, N. S. Bd. 17 u. 18, Heft 4, 1904—05 (L).
Wood, H. E., Hyracodon Petersoni, a New Cursorial Rhinoceros fr. the Lower Oligocene. Ann. Carnegie Mus., XVI, No. 2, 1926.
— Some Early Tertiary Rhinocerosses and Hyracodonts. Bull. of Amer. Paleontol., XIII. No. 50, 1927 (LL).
Wunderlich, L., Das Wechseln des Hornes des Rhinoceros unicornis. Festschrift für Leuckart 1892.

Abel, O., Die Rekonstruktion von Palaeotherium magnum Cuv. Palaeontol. Zeitschr., Berlin, VI., 1. Heft, 1924. Hippol
— Morphologische Untersuchungen über die Griffelbeine der Pferde. Sitzungsanzeiger d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl., 18. März 1926, S. 63.

Abel, O., Die Geschichte der Equiden aus den Boden Nordamerikas. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 74./75. Bd., 1924/1925, Wien 1926.
— and **Cook, H. J.**, A. Preliminary Study of Early Mamm. in a New Fauna fr. Colorado. Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., vol. V, No. 4, 1925.
Antonius, O., Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. XX, Heft 4, 1919, S. 273—295.
Arloing, S., Contribut. à l'étude de l'organis. du pied chez le cheval. Ann. sc. nat., 5. sér., VIII, 1867.
Broman, I., Über die Vasa vitellina beim Pferde. Anat. Anz., 51, 1918.
Depéret, Ch., Révis. des Formes européennes d. l. famille d. Hyracothéridés. Bull. Soc. Géol. de France (4), I, 1901.
Drahn, Fr., Extremitätenentwicklung und Polydaktylie beim Pferde. Zoolog. Bausteine, I, 1927.
Ellenberger, W., Die physiologische Bedeutung des Blinddarms des Pferdes. Arch. f. wiss. und prakt. Tierheilkunde, V, 1879.
Felisch, G., Beitrag zur Histologie der Schleimhäute in den Lufthöhlen des Pferdekopfes. Arch. f. wiss. und prakt. Tierheilkunde, IV, 1878.
Flower, W. H., The horse in modern science. London 1891.
Georges, M., Études zool. s. les Hémiones. Ann. sc. nat., 5. sér., XII, 1869.
Gidley, J. W., A New Three-Toed Horse. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., N. York, XIX, Art. 13, 1903.
— Revis. of the Miocene and Pliocene Equidae of N. America. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIII, Art. 35, 1907.
Granger, W., Revis. of Amer. Eocene Horses. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXIV, Art. XV, 1908, pp. 221—264.
Gregory, W. K., Stud. Compar. Myol. et Osteol., V. Anat. Preorb. Fossae Equidae etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XLII, Art. III, 1920, pp. 265—284.
Griffini, A., Alc. consid. sulle Zebre e sui loro ibridi. Rivista mensile di Sc. Nat. „Natura", vol. IV, 1913.
Haupt, O., Die Paläohippiden der eocänen Süßwasserablagerungen von Messel bei Darmstadt. Abh. Hess. Geol. Landesanst., Darmstadt 1925.
Hay, O. P., Notes on some fossil Horses, with Descript of four new Species. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 44, 1913.
Hensel, R., Über Hipparion mediterr. Abh. Akad. Wiss., Berlin 1860.
Keuchenius, P. E., Über die Herkunft von Sporn und Kastanie der Equidae. Zoolog. Anzeiger, 41, 1913.
Klever, E., Zur Kenntnis der Morphogenese des Equidengebisses. Morph. Jahrb., XV.
Kovalevsky, W., S. l'Anchitherium aurelianense. Mém. Ac. sc. St. Pétersbourg, VII^e sér., XX, 1873.
Leisering und **Hartmann**, Der Fuß des Pferdes mit Rücksicht auf Bau, Verrichtung usw. 4. Aufl., Dresden 1876.
Loomis, Fr. B., The Evolution of the Horse. Boston, Marshall Jones Co., 1926 (L.).
Lull, R. S., The Evolut. of the Horse family. Peabody Mus. Nat. Hist., New Haven, Conn., Guide No. 1 (Repr. fr. Amer. Journ. of Sci., XXIII, 1907).
Lungwitz, M. u. **Erle**, Untersuchungen über den Hufknorpel des Pferdes. Anat. Anz., 43, 1913.
— u. **Petersen**, Über den Papillarkörper des Hufkoriums vom Pferde. . . Anat. Anz., 46, 1914.
Lydekker, R., The Horse and its relatives. London 1912.
Major, C. J. Forsyth, Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde. Abhandl. Schweizer paläont. Ges., IV u. VII, 1877, 1880.
Marsh, O. C., Polydactyle horses, recent and extinct. Amer. Journ. Sc. and Arts, 3. ser., XVII, 1879.
Matthew, W. D., A New Link in the Ancestry of the Horse. Amer. Mus. Novit, Nr. 131, 1924.
— Third Contribution to the Snake Creek Fauna. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., L, Art. 2, 1924.
— The Evolution of the Horse; A Record and its Interpretation. Quart. Review of Biology, vol. I, Nr. 2, 1926 (LL). [D. beste Übersicht ü. d. Phylogenie d. Equiden a. letzt. Zeit.]
Noack, Equus Przewalski. Zool. Anz., XXV, 1892, Nr. 663 u. 664.
Osborn, H. F., Equidae of the Oligocene, Miocene et Pliocene. Mem. Am. Mus., vol. II, 1918 (LL).

Pavlow, M., Nouvelles données scient. s. l. posit. de l'Hipparion dans la ligne chevaline. Bull. Soc. Nat. Moscou 1924, 1925.
Reichenau, W. v., Beiträge zur Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistocän. Abh. Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt 1915.
Roman, F., Monogr. d. l. Faune de Mammifères de Mormoiron (Vaucluse), Ludien supérieur. Mém. Soc. Géol. de France. Paléont, T. XXV, fasc. I, Mém. Nr. 57, 1922.
Rütimeyer, L., Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pferde. Verh. d. naturf. Ges. Basel, III, 1862.
— Weitere Beiträge zur Beurteilung der Pferde der Quaternärepoche. Abh. d. schweizer. paläont. Ges., IV, 1875.
Salensky, W., Equus przewalskii. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 1903.
Sefve, J., Hyperhippidium. K. Sv. Vetensk. akad. Handl., 46, 1910, Nr. 2.
— Die fossilen Pferde Südamerikas. K. Sv. Vetensk. akad. Handl., 48, 1912, Nr. 6.
— Die Hipparionen Nord-Chinas. Palaeontologia Sinica. Ser. C, vol. IV, fasc. 2, Peking 1927.
Sinclair, W. J., The Mounted Skeleton of a new Mesohippus fr. the Protoceras Beds. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. LXIV, Nr. 1, 1925.
Skoda, K., Das Nierenbecken des Pferdes. Anat. Anz., 45, 1914.
Troxell, E. L., An Early Pliocene One-Toed Horse, Pliohippus Lullianus sp. nov. Amer. Journ. of Sci. (4). XLII, Nr. 250, 1916.
Veith, A., Beitrag zum Studium der Maxillarbezahnung der Hippiden. Inaug.-Diss. Arch. f. Naturgesch., 78. Jahrg., 1912.
Vermeulen, H. A., Die Tuba auditiva und ihre physiologische Bedeutung beim Pferde Morphol. Jahrb., Bd. 40, 1909.
Wortman, J. L., On the origin and development of the existing horses. Kansas City Review of Science 1882.
— Species of Hyracotherium and allied Perissodact. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VII, 1896.
Zannini, P., Der Canalis craniopharyngeus beim Pferde. Anat. Anz., 55, 1922.
Zietzschmann, O., Die Entwicklung der Hautschwielen an den Gliedmaßen der Equiden. Arch. mikr. Anat., 86, 1915.
— Über die Hautschwielen an den Gliedmaßen des Equus Przewalskii. Pol. Anat. Anz., 49, 1916.
Zimmermann, Zur Entwicklung der Tubendivertikel (Luftsäcke) der Equiden. Verh. Anat. Ges., 33, 1924.

Douglass, E., Titanotheres from the Uinta Deposits. Ann. Carnegie Mus., IV, 1911. Titano
Earle, C. H., A memoir upon the genus Palaeosyops and its allies. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, IX, 1892. therioid
Hatcher, J. B., Cranial Elements of Titanotherium. Ann. Carnegie Mus. 1901.
Marsh, O. C., Principal characters of the Brontotheriidae. Amer. Journ. Sci., XI, 1876. — Ibid. XXXIV, 1887. — XXXVII, 1889. — XXXIX, 1890.
Osborn, H. F., The cranial evolut. of Titanotherium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VIII, 1896.
— The four Phyla of oligocene Titanotheres. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XVI, 1902. Ibid. 1908, 1913.

3. Ancylopoda, Amblypoda, Litopterna.

Abel, O., Studien über die Lebensweise von Chalicotherium. Acta Zoologica, 1920 (LL).
Ameghino, F., Paleontologia Argentinia. 1904.
— Les Formations sédimentaires. In p. 840 cit.
Cope, E. D., The Amblypoda. Amer. Naturalist 1884—85.
— The Litopterna. Amer. Naturalist, XXV, 1889.
Earle, Ch., Revis. of the species of Coryphodon. Bull. Amer. Mus. N. H. 1892.
Gaudry, A., Fossiles de Patagonie. Ann. de Paléont., I, 1906.
Hébert, Ed., Rech. s. l. faune d. premiers sédiments tert. Parisiens (Coryphodon). Ann Sci. Nat. (4) Zool. VI, 1856.
Holland, W. J. and **O. A. Peterson,** The Osteology of the Chalicotherioidea etc. Mem. Carnegie Mus., vol. III, No. 2, 1914 (LL).
Lydekker, R., Palaeontologia argentina. 1893. In p. 840 cit.
Marsh, O. C., Dinocerata, a Monograph of an extinct Order of Gigantic Mammals. U. S. Geol. Survey, X, 1884.

Osborn, H. F., Complete skeleton of Coryphodon and Evolution of the Amblypoda. Bull. Amer. Mus. N. H. 1898.
— The skull of Bathiopsis. Ibid. 1913.
— Eomoropus, an Amer. Eocene Chalicothere. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N.-York, vol. XXXII, Art. XIV, 1913.
— Seventeen Skeletons of Moropus; probable Habits of this Animal. Proc. Nat. Acad. Sci., V, 1919.
Scott, W. B., Litopterna of the Santa Cruz Beds. Rep. Princeton Exped. to Patagonia, VII, 1910.
Sefve, J., Macrauchenia patagonica. Bull. Geol. Inst. Upsala, XIX, 1923.
— Über eine neue Art der Gattung Macrauchenia aus Ulloma, Bolivien. Bull. Geol. Inst Upsala, XII, 1914.
Sickenberg, O., Lebensbild der oligocänen Landfauna Patagoniens. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 74/75. Bd., 1924/1925.

XVIII. Tubulidentata.

Andrews, C. W., On a Skull of Orycteropus gaudryi, Forsyth Major, from Samos. Proc. Zool. Soc. Lond. 1896.
Bender, O., Die Halsorgane von Orycteropus afer-capensis (Pallas) und Tamandua tetradactyla L. Jenaische Denkschr., XV, 1909 (Schultze, Forschungsreisen in Südafrika, III, 1909).
Broom, R., On the Milk dentition of Orycteropus. Ann. S. African Mus., V, 1905.
— The Dental Formula of Orycteropus. Nature, July 1907.
— On the Organ of Jacobson in Orycteropus. Proc. Zool. Soc. London 1909.
Duvernoy, Mém. s. l. Orycteropes etc. Ann. Sc. nat, XIX.
Heuser, P., Über die Entwicklung des Milchzahngebisses des afrikanischen Erdferkels (Orycteropus capensis Geoffr.). Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. CIV, Heft 4, 1913.
Lönnberg, E., On a new Orycteropus from Northern Congo and some remarks on the dentition of the Tubulidentata. Ark. f. Zool., Bd. 3, No. 3, Stockholm 1906.
Major, C. J. Forsyth, Tooth of an Ant-bear (Orycteropus) from the Upper Miocene of Maragha (Persia). Proc. Zool. Soc. London 1893.
Pocock, R. I., Some External Characters of Orycteropus afer. Proc. Zool. Soc. London, III, 1924.
Smith, G. Elliot, The brain in the Edentata. Trans. Linn. Soc. London, VII, 1899.
Sonntag, Ch., F., A monograph of Orycteropus afer. I. Proc. Zool. Soc. London 1925, p. 331. — II. Sonntag, Ch., F. and Woollard, H., H., ibid., p. 1185. — III. Le Gros Clark, W., E. and Sonntag, Ch., F., Proc. Zool. Soc. 1926, p. 445.
Thomas, O., A milk dentition in Orycteropus. Proc. Roy. Soc. London, XLVII.
Turner, W., On the placentation of the Cape Anteater. Journ. of Anat. and Phys., X, 1876.

Für weitere Literatur vergleiche man das Literaturverzeichnis der Edentata.

XIX. Primates.

Allgemein

Abel, O., Die alttertiären Primaten Europas. Die Naturwissenschaften, 1918.
Bernstein, H., Stimmorgane der Primaten. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges., 38, 1, 1923.
Black, D., Asia and the Dispersal of Primates. Bull. Geol. Soc. China, Peking 1925.
Bluntschli, H., Beziehung zw. Form und Funktion der Primatenwirbelsäule. Morph. Jahrb., 44, 1912; 45, 1913.
Broca, P., L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Paris 1870.
Broek, A. J. P. v. d., Studien zur Morphologie des Primatenbeckens. Morph. Jahrb., 49, 1915.
Bruhns, F., Der Nagel der Halbaffen und Affen. Morph. Jahrb. 40, 1910. (L.)
Elliot, D. G., A Review of the Primates, I—III. Mon. Amer. Mus. N. H. 1913.
Forbes, H. O., A Handbook to the Primates, I, II, London 1894.
Fourteau, R., Contribution à l'étude des Vertébrés miocènes de l'Egypte. Survey Department. Egypt. 1920.
Frets, G. P., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten. Morph. Jahrb., 45, 1913; 48, 1914.
Gregory, W. K., Studies on the Evolution of the Primates. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XXXV, 1916.

Gregory, W. K., On the struct. and relations of Notharctus. Mem. Amer. Mus. 1920.
— The origin and evolution of the human dentition. Journ. of Dental Research, vol. II, Nos. 1, 2, 3, 4, 1920; vol. III, No. 1, 1921.
Huxley, T. H., Evidence as to Mans place in Nature. London 1864.
Keith, A., The growth of Brain in Man and Monkeys. Journ. Anat. and Physiol., IX, 1895.
— An Introduction to the Study of the Anthropoid Apes. Natural Science 1896.
Kunze, G., Die Zungenpapillen der Primaten. Morph. Jahrb., 49, 1915.
Leche, W., Der Mensch. 2. Aufl. Jena 1922.
Major, C. J. Forsyth, On some characters of the skull in the Lemurs and Monkeys. Proc. Zool. Soc. London 1901, I.
Mivart, St. George, On the appendicular skeleton of the Primates. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1867.
— On the Skeleton of the Primates. Trans. Zool. Soc., London VI.
Mysberg, W. A., Über den Bau des Urogenitalapparates bei den männlichen Primaten. Verhandl. Kon. Akad. d. Wetensch. Amsterdam (2. Sect.) XXIII, No. 1, 1923.
Osborn, H. F., American eocene Primates. Bull. Amer. Mus. N. H. 1902.
— and **Wortman**, Taxonomy and morphology of the Primates etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., IV, 1892.
Pehrson, T., Beiträge zur Kenntnis der äußeren weiblichen Genitalien bei Affen, Halbaffen und Insectivoren. Anat. Anz.. 46, 1914.
Ruge, G., Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Morph. Jahrb., XX, 1893.
— Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Morph. Jahrb., XXIX, XXX.
Schlegel, H., Les Singes. Mus. d'hist. nat. des Pays-Bas. Livr. XII, Leide 1876.
Schlosser, M., Die Affen, Lemuren usw. des europäischen Tertiärs I. Beitr. z. Paläont. Österreich-Ungarns, VI, 1887.
— Die neueste Literatur über den ausgestorbenen Anthropomorphen. Zool. Anz., XXIII, 1900.
— Beiträge zur Osteologie von Necrolemur und zur Stammesgeschichte der Primaten. Neues Jahrb. f. Mineral. 1908.
— Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fayûm. Ägypten. Beiträge zur Paläont. und Geol. Östr.-Ung. u. d. Orients, XXIV, 1911.
Schwalbe, G., Über die Stirnnaht bei den Primaten. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., VII, 1904, p. 502.
Selenka, E., Menschenaffen (Anthropomorphae), Studien über Entwicklung und Schädelbau. Wiesbaden 1898—1906. Fortgeführt von Hubrecht, Strahl und Keibel.
Smith, G., Elliot, The evolution of man. London 1924.
Stehlin, H. G., Säugetiere des schweizerischen Eocäns VII. Abhandl. schweizer. paläont. Ges., vol. 38, Adapis, 1912. — vol. 41, Necrolemur etc. 1916.
Teilhard de Chardin, S. quelques Primates des phosphorites du Quercy. Ann. d. Paléont. 1916—21.
Thornton Carter, J., On the Structure of the Enamel in the Primates and some other Mammals. Proc. Zool. Soc. London 1922.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Aber (Primates). E Museo Lundi, Kjøbenhavn 1895.
Wortman, J. L., Studies of eocene Mammalia in the Marsh Collection. II. Primates. Amer. Journ. Sc. 1903, 1904.

Burkhardt, R., Das Gehirn zweier subfossiler Riesenlemuren aus Madagascar. Anat. Anz.. 20, 1901/02.
Burmeister, H., Beitrag zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Halle 1864.
Earle, Ch., On the affinities of Tarsius. Amer. Natural. 1897.
Edwards, A. Milne, Observat. s. l'appareil vocal de l'Indris brevicaudatus. Ann. sc. nat.. 6. sér. I, 1874.
Edwards, A. Milne et Grandidier, Hist. nat. d. Mammifères de Madagascar. 1875 sq.
Eggeling, H. v., Die Halswirbeldornen u. deren Muskeln b. Halbaffen. Anat. Anz., 55, 1922.
Gervais, P., Mémoire sur les formes cérébrales propre à l'ordre des Lémures. Journ. de Zool. 1872.
Henckel, K. O., Das Primordialkranium der Halbaffen und die Abstammung der höheren Primaten. Verh. Anat. Ges. 1927.

Hill, J. P. u. Burne, R. H., The Foetal Membranes and Placentation of Chiromys madagascariensis (With an Appendix on the External Charact. of the Foetus by R. I. Pocock). Proc. Zool. Soc. London 1922, (L.).
Hoeven, J. v. d. en v. Campen, Ontleedk onderz. van den Potto van Bosman (Perodicticus potto). Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1859.
Hubrecht, A. A. W., Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 1902.
Kaudern, W., Über einige Ähnlichkeiten zwischen Tupaja und Halbaffen. Anat. Anz., 37, 1910.
Kollmann, M. et Papin, L., Études s. l. Lémuriens. Arch. de Morph. 1925.
Leche, W., Untersuchung über das Zahnsystem lebender und fossiler Halbaffen. Festschr. f. Gegenbaur, III, Leipzig 1896.
Lorenz von Liburnau, L., Megaladapis edwardsi G. Grandidier. Denkschr. mathem.-naturw. Kl. Akad. Wien, Bd. LXXVII, 1905.
Major, C. I. Forsyth, A summary of our present knowledge of extinct Primates from Madagascar. Geol. Magaz., VII, 1900.
Mivart, St. George and Murie, On the anat. of the Lemuroidea. Trans. Zool. Soc. London 1872.
Mivart, St. George and Murie, Observations on the Anatomy of Nycticebus tardigradus. Proc. Zool. Soc. London 1865.
Ossenkopp, G. J., Übersicht unserer derzeitigen Kenntnisse von den fossilen niederen Primaten. Ergebn. Anat. Entw., XXVI, 1925.
Oudemans, J. Th., Beitrag zur Kenntnis des Chiromys madagascariensis. Verh. Ak. Wetensch. Amsterdam 1888.
Owen, R., On the Aye-Aye (Chiromys). Trans. Zool. Soc. London V, 1866.
Peters, W., Über die Säugetiergattung Chiromys. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1866.
Pocock, R. I., On the Extern. Charact. of the Lemurs and of Tarsius. Proc. Zool. Soc. London 1918.
Ruge, G., Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe von Halbaffen. Morphol. Jahrb., XVIII, 1892.
Smith, G. Elliot, On the morphol. of the Brain in the Mammalia, with spec. reference to that of Lemurs. Trans. Linn. Soc. London VIII.
— The zool. position of Tarsius. Nature 1909 u. 1921.
Standing, H. F., On recently discov. subfossil Primates from Madagascar with an appendix: On the form of the brain in the extinct Lemurs, with some remarks on the affinities of the Indrisinae by G. Elliot Smith. Trans. Zool. Soc. London XVIII, 1908.
Teilhard de Chardin, P., La Présence d'un Tarsier dans les Phosphorites du Quercy et sur l'Origine Tarsienne de l'Homme. L'Anthropologie, XXXI, 1921.
Wood Jones, F., Struct. of the Orbito-temporal Region of the Skull of Lemur. Proc. Zool. Soc. London 1917.
Woollard, H. H., The Anatomy of Tarsius spectrum. Proc. Zool. Soc. London 1925.
— Notes on the Retina . . . . in Tupaia, Nycticebus and Hapale. Proc. Zool. Soc. London 1926.
— Differentiation of the retina in the Primates. Ibid. 1927.
Ziehen, Th., Über den Bau des Gehirns bei den Halbaffen und bei Galeopithecus. Anat. Anz., 22, 1903.
Zuckerkandl, E., Zur Anatomie von Chiromys madagasc. Denkschr. Akad. Wien, LXVIII.

ropoidea **Abel, O.**, Zwei neue Menschenaffen aus der Leithakalkbildung. Sitzber. Ak. Wiss. Wien 1902.
— Das Entwicklungszentrum der Hominiden. Sitzber. Anthropol. Ges. Wien 1918 bis 1919.
Aeby, Chr., Beitrag zur Osteologie des Gorilla. Morphol. Jahrb., IV, 1878.
Allen, J. A., Primates Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XLVII, Art. IV, 1925.
Beattie, J., The anatomy of the Common Marmoset (Hapale jacchus). Proc. Zool. Soc. London 1927, III.
Bluntschli, H., Die fossilen Affen Patagoniens und der Ursprung der platyrrhinen Affen. Verh. Anat. Ges., XXVII, 1913.
— Das Platyrrhinengebiß und die Bolksche Hypothese von der Stammesgeschichte des Primatengebisses. Verh. d. Anatom. Ges., XXV, 1911.

Bolk, L., Over de Beteekenis der Voorhoofdslysten by de Primaten. Versl. Akad. Amsterdam, XXXI, 1923.
— Über die Obliteration der Nähte am Affenschädel, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Nahtanomalien. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., XV, 1912.
— Die Topographie der Orbita beim Menschen und Anthropoiden und ihre Bedeutung für die Frage nach der Beziehung zwischen Menschen- und Affenschädel. Verh. Akad. v. Wetensch. Amsterdam (2. sect.), Dl. XX, Nr. 5, 1919.
— Die „Bulla maxillaris" des Gorilla. Anat. Anz., 50. Bd., 1917.
— Über Lagerung, Verschiebung und Neigung der Foramen magnum am Schädel der Primaten. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. XVII, 1915.

Brinkmann, A., Über das Vorkommen von Hautdrüsenorganen bei den anthropomorphen Affen. Anat. Anz., 34, 1909.

Dart, A., Australopithecus africanus: The Man-Ape of South-Africa. The Nature 1925.

Deniker, J., Rech. Anat. et embryol. s. l. Singes Anthropoides. Arch. Zool. exp. et gén. (2) III, 1887.

Dubois, E., On the principal Characters of the Cranium, Brain, Mandible and Teeth of Pithecanthropus. Proc. Acad. Amsterdam, XXVII, 3 u. 4, 1924.
— Figures of the Calvarium, Endocranial Cast, Fragment of the Mandible and Teeth of Pithecanthropus. Ibid. XXVII, 5 u. 6, 1924.

Fick, R., Anatomische Untersuchung über Schimpanse. Sitz.-Ber. Akad. Berlin, Nr. 9, 1925.

Fischer, E., Beitrag zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. Morphol. Arb., VIII, 1898.
— Zur Kenntnis des Primordialcraniums der Affen. Anat. Anz., 20, 1902.

Frédéric, J., Untersuchungen über die Sinushaare der Affen, nebst Bemerkungen über die Augenbrauen und den Schnurrbart des Menschen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., VIII, 1905.

Forster, A., Sac laryng. antèrieur. d. Primates. Arch. Anat. Hist. 4, 1925.

Gerhardt, U., Vorkommen eines Penis- und Clitorisknochens bei Hylobatiden. Anat. Anz., Bd. XXXV, 1909.

Gregory, W. K. and **Hellman, M.**, Notes on the Type of Hesperopithecus Haroldcookii Osborn. Amer. Mus. Novit. 1923.
— Further Notes on the Molars of Hesperopithecus and of Pithecanthropus. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XLVIII, 1923.
— — The Dentition of Dryopithecus and the Origin of Man. Anthrop. Papers Amer. Mus. Nat. Hist., vol. XXVIII, 1926, (LL.).

Gieseler, W., Beitrag zur Spongiosastruktur des proximalen Femurendes der Menschenaffen. Anthrop. Anz. 2, 1925.

Hagedoorn, A., Die Schädelkapazität der Anthropomorphen. Anat. Anz. 60, 1926.

Hartmann, R., Der Gorilla. Leipzig 1880.
— Die menschenähnlichen Affen. Leipzig 1883.

Hrdlička, H., New data on the Teeth of Early Man and certain Fossil European Apes. Amer. Journ. Phys. Anthropol., VII, 1924.

Joseph, G., Über die äußere Seitenwand der Augenhöhle bei den amerikanischen Affen. Morph. Jahrb., I.
— Über die Schläfenlinien und den Scheitelkamm an den Schädeln der Affen. Morph. Jahrb., II.

Kohlbrugge, J. H. F., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. In Max Weber: Zool. Ergebn. einer Reise in Niederl. Ostindien, Bd. I, II, Leyden, 1890—92.

Leche, W., Über Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. Zool. Jahrb. Suppl., XV, 2. Bd., 1912.

Mc Gregor, Recent Studies on the Skull and Brain of Pithecanthropus. Nat. Hist., XXV, 1924.

Meerwarth, H., Simios do Novo Mundo. Bolet. d. Mus. Paraense, II, 1898.

Mollison, Th., Neuere Funde und Untersuchungen fossiler Menschenaffen und Menschen. Ergebn. Anat. Entw., XXV, 1924.

Osborn, H. F., Hesperopithecus, the First Anthropoid Primate found in America. American Museum Novitates 1922.
— Recent Discoveries relating to the Origin and the Antiquity of Man. Palaeobiologica Wien 1928.

Pilgrim, G. E., New Siwalik Primates and their Bearing on the Question of the Evolution of Man and the Anthropoidea. Rec. Geol. Surv. India, XLV, 1915.

Pocock, R. I., The Genera of Hapalidae (Marmozets). Ann. Mag. Nat. Hist., XX (8), 1917, p. 247.
— On the External Characters of the South-American Monkeys. Proc. Zool. Soc. London 1920, p. 91.
— Additional Notes on the External Charact. of some Platyrrhine Monkeys. Proc Zool. Soc. London 1925, p. 27.
— The External Characters of the Catarrhine Monkeys and Apes. Proc. Zool. Soc. London, Prt. IV, 1925, p. 1479.
— The Gibbons of the genus Hylobates. Proc. Zool. Soc. London 1927, III.
Polak, Cl., Anatomie des Genus Colobus. Akad. Wetensch. Amsterdam 1908.
Remane, A., Zur Beurteilung der fossilen Anthropoiden. Centralbl. f. Min. usw., 1921.
— Beiträge zur Morphologie des Anthropoidengebisses. Archiv f. Naturgesch., 87. Jahrg., 1922.
Salomon, H., Anatomie des Magens der katarrh. Affen (Cercopithecus und Inuus). Arch. mikroskop. Anatomie, XLI.
Schlosser, M., Fossil Primates from China. Palaeontologica Sinica I, 1924.
Schultz, A., Der Canalis cranio-pharyngeus persistens bei Mensch und bei den Affen. Morphol. Jahrb., 50, Heft 3, 1917.
Schultz, A. H., Observation on Colobus fetuses. Bull. Amer. Mus. N. H., 49, 1924.
— Studies on the growth of Gorilla and of other higher Primates: Mem. Carnegie Museum, XI, 1, 1927.
Schwalbe, G., Über den fossilen Affen Oreopithecus Bambolii. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., XIX, 1915.
— Die Abstammung des Menschen und die ältesten Menschenformen. Anthropologie, V. Abteil., 1923.
Sonntag, Chr. F., On the Anatomy, Physiology and Pathology of the Chimpanzee. Proc. Zool. Soc., London 1923.
— Morphol. u. Evolut. of the Apes and Man., London 1924 (LL.).
— On the Anatomy, Physiology and Pathology of the Orang-Outan. Proc. Zool. Soc. Lond. 1924.
— On the Anatomy of the Drill (Mandrillus leucophaeus). Proc. Zool. Soc. Lond. 1922.
Stromer v. Reichenbach, E., Mitteilungen über die Wirbeltierreste aus den Mittelplioceen des Natrontales. Zeitschr. d. deutsch. Geol. Ges. 1913.
Toldt, K. jun., Über die flächenhafte Verbreitung der Pigmente in der Haut bei Menschen und Affen. Mitt. Anthrop. Gesellsch., Wien LI, 1921.
Waldeyer, W., Das Gibbon-Hirn. Intern. Beitr. z. wissensch. Medizin, Bd. I, 1891.
Weidenreich, F., Über das Hüftbein und das Becken der Primaten und ihre Umformung durch den aufrechten Gang. Anat. Anz., 44, 1913.
Werth, E., Parapithecus, ein primitiver Menschenaffe. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin, 1918.
Woodward, A. S., On the lower Jaw of an Anthropoid Ape (Dryopithecus) from the Upper Miocene of Lerida (Spain). Quart. Journ. Geol. Soc., LXX, 1914.
Ziehen, Th., Die Großhirnfurchen des Hylobates- und Semnopithecus-Gehirns nebst Bemerkungen über die Fissura parieto-occipit. und den sog. Sulcus temp. III. Anat. Anz., XI, 1896.
Zuckerman, S., Growth-changes in the Skull of the Baboon, Papio porcarius. Proc. Zool. Soc., London 1926, p. 843.

XX. Ursprung der Säugetiere.

Baur, G. and **Case**, On the morphol. of the skull of the Pelycosauria and the origin of the Mammals. Anat. Anz., XIII, 1897.
Broili, F., Reptilia. In Zittel: Grundzüge d. Paläozoologie, 2. Aufl., 1911.
Broom, R., On the organ of Jacobson in Sphenodon. Journ. Linn. Soc. Zool., XXIX, 1906.
— On the structure and affinities of Udenodon. Proc. Zool. Soc. London 1901, II.
— On the origin of Mammal-like Reptiles. Ibid. 1907.
— On the origin of Mammals. Trans. Sth. African Philos. Soc., XVI, 1907.
Cope, E. D., The relat. between the theromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia. Proc. Am. Ass. Adv. Sc., XXXIII, 1885.
Fuchs, H., Über die Beziehungen der Theromorphen Copes zu den Therapsiden Brooms und den Säugetieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropolog., XIV, 1919.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jen. Zeitschr. f. Nat., XXXIV, 1900.
— Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Festschrift f. E. Haeckel. Jena, G. Fischer' 1904.
Gadow, H., The origin of the Mammalia. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., IV, 1902.
Gaupp, E., Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger. Verh. d. VIII. Internat. Zoolog.-Kongress. Graz 1910.
— Die Reichertsche Theorie. Arch. f. Anat. u. Entwicklgsgesch. Supplementbd. 1913.
Gregory, W. K., The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. N. H., XXVII, 1910 (L).
Haacke, W., Über die Entstehung der Säugetiere. Biolog. Centralbl., VIII, 1888; XIII, 1893.
Huene, F. von, Die Herkunft des Os interparietale der Mammalia. Anat. Anz., 42, 1912.
Kingsley, The origin of the Mammals. Science, N. S., XIV, 1901.
— and **Ruddik**, The vesicula auditus and Mammalian ancestry. Amer. Naturalist 1899.
Kükenthal, W., Über die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. Biolog. Centralbl., XII, 1892.
Marsh, O. C., The origin of Mammals. Proc. Int. Congress Zool. Cambridge, 1898, Science (2), VIII, 1898.
Matthew, W. D., The arboreal ancestry of the Mammalia. Americ. Naturalist 1904.
Nach dem Abdruck des Textes erschien März 1928: **E. D. Matthew**, The Evolution of the Mammals in the Eocene. Proc. Zool. Soc. London 1928.
Osborn, H. F., The origin of Mammalia. Amer. Naturalist, XXXII, 1898.
— Idem. Amer. Journ. Sc., VII, 1899.
— Idem. Amer. Naturalist, XXXIV, 1900.
Seeley, H. G., Origin of Mammalia. Proc. Int. Congress Zool. Cambridge, 1898, Science (2), VIII, 1898.
Versluys, J., Das Streptostylie-Problem und die Bewegung im Schädel bei Sauropsiden. Zool. Jahrb., Suppl., XV, 2. Bd., 1912.

Berichtigungen.

Zu Band I.

Seite XV: Statt 3. Unterordnung Perissodactyla: 1. Unterordnung.
Seite 11, 20. Zeile v. o.: Die Reihenfolge: Rinde, Mark und Oberhäutchen muß lauten: Mark, Rinde, Oberhäutchen.
Seite 17, 13. Zeile v. o.: 40 mm statt ca. 40 cm.
Seite 30, 1. Zeile v. o.: Schaffer statt Schaffner.
Seite 133, 2. Zeile v. u.: Cyclopes statt Potos.
Seite 152, 12. Zeile v. u.: Globicephala statt Globiocephalo.
Seite 274, 12. Zeile v. u.: Enzyme statt Euzyeme.
Seite 274, 7. Zeile v. u.: versucht statt verursacht.

Zu Band II.

Seite 86, 7. Zeile v. o.: Microconodon statt Micronodon.
Seite 87, 1. Zeile v. u.: Allotheria statt (Pantotheria).
Seite 185, 8. Zeile v. o.: palaeojavanica statt palaejavanico.
Seite 295, 7. Zeile v. o.: Cynodontomys statt Coprodontomys.
Seite 575, 9. Zeile v. o.: Dremotherium statt Dremometherium.
Seite 664, 6. Zeile v. u.: Teilhardia statt Theilhardia.

Sachregister.

A

Aardvarken 700.
Abderites 80.
Absarokius 754, 759.
Acanthoglossus 41.
Aceratheriinae 667, 668.
Aceratherium, XIX, 669.
Achaenodon 622.
Achaenodontidae 623.
Acinonychinae 319, 320.
Acinonyx 320.
Acoelodidae 507, 508.
Acoelodus 508.
Acratocnus 231.
Acreodi 338.
Acrobates 77.
Acrodelphidae 407.
Acrodelphis 407, 408.
Adapidae 741.
Adapis XX, XXI, 741.
Adapisorex XXI, 125, 126.
Adapisoriculus XXI.
Addax 584.
Adiantidae 699.
Adiastaltus 45, 235.
Adinotherium 508.
Aelureidopus 329.
Aelurodon 329.
Aeluroidea 317.
Aepyceros 586.
Aepycerotinae 586.
Aepyprymnus 78.
Äthiopische Region 8, 11, 18.
Aethurus 277.
Agorophius 403.
Agriocetus 400.
Agriochoerinae 609.
Agriochoerus 608, 609.
Aguti 290.
Ailuropoda 329.
Ailuropus 329, 331.
Ailurus 332.
Alachtherium 353.
Alactaga 280, 299.
Albertogaudryidae 515.
Alce 574.
Alcelaphus 584.
Alces 570, 577.
Aletomeryx 603.
allochthon 9.
Allodesmus 353.
Allomys 297.
Allotheria 84.
Alopecoidea 325.
Alouatta 794.
Alouattinae 794.
Alpenhase 270.
Altilemur 736.
Altwelt-Affen 797.
Amblonyx 335.
Amblotheriidae 86.
Amblotherium 88.
Amblypoda 690.
Amblyrhiza 299.
Amebelodon 479.
Amebelodontidae 479.
Ammodon 622.
Ammodorcas 586.
Ammotragus 590.
Amorphochilus 149.
Amphicaenopus 668.
Amphicynodon, XIX.
Amphicyon XIX, 328, 340.
Amphicyoninae 328.
Amphidon 87.
Amphidozotherium 127.
Amphilestes 86.
Amphilestidae 86.
Amphimeryx XX, 614.
Amphiproviverra 80, 81.
Amphitherium 88.
Amphitragulus 574.
Amynodon 666.
Amynodontidae 651, 664.
Analcitherium 232.
Anaptomorphus 753, 759.
Anatana 116.
Anathitus 45, 235.
Anchilophus XX, XXI, 675.
Anchippodus 168.
Anchitherium, XIX, 677, 683.
Anchomomys 755, 756.
Ancylopoda 686.
Anicanodonta 217, 224, 229.
Anisonchus 691.
Anoa 593.
Anomaluri 267.
Anomaluridae 277.
Anomaluroidea 277.
Anomalurus 277.
Anoplonassa 406.
Anoplotheriidae 543.
Anoplotherium XX, 543.
Antechinomys 72.
Anthracotheriidae 542.
Anthracotherium XIX, 539.
Anthropoidea 716, 760.
— Armlänge 760.
— atyl 764.
— Augen 775.
— Augenhöhlen 766.
— Backentaschen 776.
— Bartbildung 763.
— Becken 771.
— Beinlänge 760.
— Bewegung 761.
— Bimana 771.
— Bronchialbaum 780.
— Brunst 764.
— Carpus 770.
— Catarrhin 774.
— Clitoris 781.
— Coecum 778.
— Darmkanal 778.
— Dichotomische Übersicht 784.
— Falculae 761.
— Färbung 736.
— Flexura duodeno- jejunalis 779.
— Füße 760, 771.
— Gebiß 776.
— Gehirn 772.
— Gehörgang 775.
— Geruchsorgan 767, 773.
— Gesäßschwielen 764.
— Geschlechtsdrüsen, accessorische 781.
— Haarkleid 762.
— Hände 760.
— Hautdrüsen 764.
— Hinterextremität 771.
— Hirngewicht 773.
— Hymen 781.
— Kehlkopf 779.

Anthropoidea.
— Kehlsäcke 779.
— Körperform 760.
— Krallen 761.
— Kuppennagel 761.
— Leber 779.
— Magen 778.
— Menstruation 781.
— Milchdrüsen 765.
— Milchgebiß 776.
— Nase, äußere 774.
— Nasenhöhlen 767.
— Ohr 775.
— Os penis 781.
— Ovarien 781.
— Penis 781.
— Pigmentierung 764.
— Placenta 781.
— Plattnagel 761.
— platyrrhin 774.
— Quadrumana 771.
— Schädel 765.
— Schädelnähte 768.
— Schuppenkleid 763.
— Scrotum 781.
— Sitzbeine 771.
— Sohlenfläche 761.
— stenorhin 774.
— Stimmbänder 779.
— Tegula 761.
— Testikel 780.
— Trommelhöhle 769.
— Tubera ischii 771.
— tyloglut 764.
— Tympanicum 769.
— Ungula 761.
— Uterus 781.
— Vorderextremitäten 770.
— Wirbelsäule 770.
— Zitzen 764.
— Zunge 775.
— Zungenbein 770.
Anthropomorpha 784.
Anthropomorphae 784, 811.
— Augenbrauenwülste 812.
— Becken 818.
— Bimana 818.
— Bulla maxillaris 815.
— Crista occipitalis 813.
— Crista sagittalis 813.
— Diagnose 821.
— Extremitäten, vordere 816.
— Fuß 817.
— Gebiß 819.
— Gehirn 818.
— Geographische Verbreitung 822.
— Geruchsorgan 819.
— Gliedmaßen, vordere 812.
— Haarkleid 812.
— Hände 816.
— Herz, Verlagerung 816.
Anthropomorphae, Hinterextremität 818.
— Larynx 820.
— Luftsäcke 820.
— Lunge 821.
— Magen 820.
— Milchgebiß 820.
— Muskelkämme 813.
— Nieren 821.
— Penis 821.
— Placenta 821.
— Pleuragrenzen 816.
— Quadrumana 818.
— Rumpf, Verkürzung 816.
— Schädelinhalt 813.
— Scrotum 821.
— Sinus frontalis 815.
— Stirnwülste 812.
— Taxonomie 822.
— Thorax 816.
— Tori supraorbitales 812.
— Wirbelsäule 815.
— Zahnreihen 820.
Anthropopithecus 823.
Anthropops 796.
Antidorcas 585.
Antilocapra 591.
Antilocaprinae 590.
Antilopen 585, 586.
Antilopinae 583, 585.
Anuromeles 74.
Anurosorex 121.
Aonyx 335.
Aotinae 793.
Aotus 793.
Apatemyidae 295.
Apatemys 125.
Aphanolemur 741, 797.
Aphelops XX, 668.
Apidium 825.
Aplacentalia 2.
Aploconodon 87.
Aplodontia 272.
Aplodontiae 267.
Apodemus 286.
Apternodus 128.
Apterodon 339.
Archaeoceti 396.
Archaeodelphis 403.
Archaeohyracidae 437, 507.
Archaeohyrax 507.
Archaeolemur 745.
Archaeolemuridae 744.
Archaeomeryx 600, 603.
Archaeomys 298.
Archaeomycteris 160.
Archaeopithecidae 507.
Archaeopteropus 159.
Archaeosiren 503.
Archaeotherium 622.
Archeopelta 45.
Archiguiana 15.
Archiplata 15.
Archonta 113, 714.
Arctitis 321.
Arctocebus 739.
Arctocephalus 350.
Arctocyon XXI, 337.
Arctocyonidae 324, 337.
Arctocyonides XXI.
Arctodus 340.
Arctogaea 11.
Arctoidea 318, 324.
Arctomys 275.
Arctonyx 334.
Arctostylopidae 510.
Arctostylops 506, 510.
Arctotherium 340.
Ardynia 664.
Argali 590.
Argyrocetus 407.
Argyrodelphis 407.
Argyromanis 185.
Arni 593.
Arsinoitherium 440.
Artibeus 149.
Artiodactyla 423, 517.
— Berlocken 519.
— Brustlappen 519.
— Bulla ossea 522.
— Carpus 525.
— Darm 535.
— Diagnose 537.
— Extremitäten 524.
— Fettanhäufung 519.
— Fettbuckel 519.
— Flotzmaul 518, 532.
— Fußform 524.
— Gaumenleisten 532.
— Gebiß 527.
— Gehirn 526.
— Gelenkkiele 526.
— Geruchsorgan 523, 527.
— Geschlechtsdrüsen, accessorische 536.
— Glöckchen 519.
— Haarkleid 518.
— Hautdrüsen 518.
— Herz 536.
— Herzknochen 536.
— Hornhuf 519.
— Incisivi 529.
— Kehlsack 536.
— Klaue 519.
— Knickung der Schädelachse 521.
— Larynx 536.
— Leber 536.
— Lippen 532.
— Magen 533.
— Molaren, Genese der 529.
— Muffel 518, 532.
— Nasenspiegel 532.
— Niere 536.
— Penis 536.
— Placenta 536.
— Rüsselknochen 532.
— Rüsselscheibe 532.

Artiodactyla, Schädelbau 520.
— Sohlenkissen 519.
— Staffeln 532.
— Synopsis d. Familien 538.
— Talus 526.
— Tarsus 525.
— Testes 536.
— Triel 519.
— Tympanicum 522.
— Uterus 536.
— Wamme 519.
— Widerrist-Höcker 520.
— Wiederkäuermagen 534.
— Wirbelsäule 523.
— Zahnform 528.
— Zitzen 519.
— Zunge 533.
Artiodactyla pachydermata 545.
Arvicola 285.
Arvicolinae 283.
Asellia 149.
Asiatische Büffel 593.
Asinus 654, 656.
Asterostemma 228.
Astrapotheriidae 515.
Astrapotherioidea 512.
Astrapotherium 512.
Ateles 795.
Atelinae 795.
Atelodus 653.
Atherura 289.
Atilax 323.
Auchenia 559.
Auerochs 594.
Aulacodidae 292.
Aulacodus 292.
Aulaxinuus 833.
Aulocetus 409.
Australische Region 8.
Australopithecus 833.
Austro-malayisches Übergangsgebiet 11.
autochthon 9.
Avahis 737.
Axis 573.

B

Babirussa 552.
Babuin 803.
Bachitherium XX, 603.
Balaena 390.
Balaenidae 390.
Balaenoptera 391.
Balaenopteridae 391.
Balirind 594.
Baluchitheriidae 672.
Baluchitherium 672.
Banteng 594.
Bär, brauner 330.
Bären 329.
Barbastella 157.
Baribal 330.
Bartenwale 390.
Barypoda 445.
Barytheriidae 458, 460.
Barytherium 460.
Basilosaurus 398.
Bassaricyon 332.
Bassaris 332.
Bassariscus 332.
Bathyergidae 288.
Bathyergoidea 288.
Bathyergus 288.
Bathyopsis 695.
Baummarder 333.
Bdeogale 323.
Beluga 393.
Berardius 393.
Bergzebra 658.
Bettongia 78.
Beutelmarder 72.
Beutelwolf 72.
Biber 275.
Biberratte 291.
Bibos 592, 594.
Bibovina 592.
Bimana 771, 818.
Bison 592, 595.
Bisontina 592, 595.
Blarina 120.
Blasenrobben 352.
Blastocerus 571.
Blastomeryx 591, 603.
Blauwal 392.
Boocercus 587.
Borhyaena 80, 81.
Borhyaenidae 80.
Borkentier 495.
Bos XVIII, 592, 594.
Boselaphus 587.
Bothrolabis 554.
Bovidae 581.
— Fuß 583.
— Gebiß 583.
— Hand 583.
— Hautdecke 582.
— Hörner 581.
— Hornscheide, Wechsel 581.
— Schädel 582.
— Taxonomie 583.
Bovinae 583, 591.
Brachyceros-Stamm 595.
Brachydiastematherium 684.
Brachyodus 542.
Brachyphylla 154.
Brachypodinae 669.
Brachypotherium XIX, 669.
Brachytarsomys 282.
Brachyteles 796.
Brachyuromys 282.
Brachyurus 793.
Bradypodidae 216, 217, 225.
Bradypus 216, 217.
Bramatherium 599.
Brandmaus 286.
Brontotherium 685.
Bronzezeithund 327.
Brüllaffen 794.
Bubalina 592.
Bubalinae 584.
Bubalis 584.
Bubalus 592, 593.
Budorcas 587.
Büffel 592.
Buffelus 593.
Bunohyrax 439.
Bunolitopternidae 696.
Bunolophodon XIX, 465.
Bunophorus 617.
Bunoselenodontia 539.

C

Cabassous 217, 220.
Cacajao 793.
Cadurcotherium XIX, XX, 666.
Caeneutheria 90.
Caenolestes 74.
Caenolestidae 68, 74, 80.
Caenolestoidea 68, 74, 82.
Caenolophus 664.
Caenopinae 667.
Caenopus 668.
Caenotherioidea 623.
Caenotherium XX, 624.
Calamodon 236.
Callicebinae 793.
Callicebus 793.
Callimico 788, 796.
Callimiconinae 796.
Callithrix 793.
Callosciurus 274.
Caluromys 71.
Camelidae 559.
Camelopardalis 597, 598.
Camelops 561.
Camelus 558, 560.
Canidae 318, 324.
Caninae 324.
Canis 324, 325.
Capra 588.
Capreolus 570, 576.
Capricornis 588.
Caprinae 583, 588.
Caprolagus 270.
Capromeryx 591.
Capromyidae 291.
Capromys 291.
Caprovinae 588.
Cariacus 571.
Carnassidentia 337.
Carnivora 299.
— Diagnose 300.
— Fissipedia 300, s. Fissipedia.
— Pinnipedia 342, s. Pinnipedia.

Carnivora primitiva 337.
— vera 337.
Carolozittelia 517.
Castor 275.
Castoridae 275.
Castoroidea 275.
Catarrhina 784, 797.
— Coecum 798.
— Daumen 797.
— Gebiß 798.
— Gesäßschwielen 797.
— Haarkleid 797.
— Magen 798.
— Nasenlöcher 798.
— Nasenscheidewand 798.
— Schädel 797.
— Trommelhöhle 798.
— Tympanicum 797.
— Vorgeschichte 824.
Catonyx 233.
Cavia 290.
Cavicornia 581.
Caviidae 289.
Caviinae 290.
Cayluxotherium 127.
Cebidae 784, 788.
— Carpus 790.
— Clitoris 791.
— Darm 791.
— Daumen 788, 790.
— Diagnose 792.
— Gebiß 791.
— Gehirn 790.
— Geographische Verbreitung 792.
— Geruchsorgan 789.
— Greifschwanz 788.
— Haarkleid 788.
— Hallux 788.
— Hirngewicht 791.
— Kehlkopf 791.
— Kehlsack 791.
— Magen 791.
— Milchgebiß 791.
— Nagelphalangen 788.
— Nase 789.
— Os priapi 791.
— Schädel 789.
— Taxonomie 792.
— Tubera ischii 790.
— Tympanicum 789.
— Wirbelsäule 790.
— Zitzen 788.
Cebinae 795.
Cebochoerus XX, XXI, 554.
Ceboidei 760.
Cebus 795.
Celaenomys 288.
Centetes 117.
Centetidae 117, 127.
Centetinae 117.
Centetoidea 117.
Cephalogale XIX, 331.
Cephalophinae 584.
Cephalophus 585.
Cephalorhynchus 389.
Cephalotes 151.
Ceratogaulus 297.
Ceratorhinus 652.
Ceratotherium 653.
Ceratoxodon 509.
Cercocebus 804.
Cercolabes 289.
Cercoleptes 332.
Cercopitheci auriculati 804.
— barbati 804.
— chloronoti 804.
— erythronoti 804.
— melanochiri 804.
— rhinosticti 804.
— trituberculati 804.
Cercopithecidae 784, 799.
— Backentaschen 800.
— Diagnose 800.
— Geographische Verbreitung 800.
— Geruchsorgan 800.
— Gesäßschwielen 799.
— Haarkleid 799.
— Hautdrüsen 799.
— Kehlkopf 800.
— Luftsack 800.
— Magen 800.
— Pollex 799.
— Taxonomie 801.
— Wirbelsäule 799.
— Zahnwechsel 800.
Cercopithecinae 801.
Cercopithecus 804, 832.
Cervavitus 576.
Cervavus 575.
Cervicapra 585.
Cervicaprinae 585.
Cervicornia 567.
Cervidae 567.
— Bulla tympani 568.
— Geographische Verbreitung 568.
— Geweih 568.
— Rosenstock 568.
— Taxonomie 568.
— Vomer 568.
— Vorgeschichte 574.
Cervinae 569.
Cervini 572.
Cervocerus 576.
Cervulinae 572, 574.
Cervulus 572.
Cervus 573.
Cetacea 354.
— Atmungsapparat 383.
— Auge 373.
— Barten 381.
— Beckenrudiment 366.
— Darm 383.
— Diagnose 388.
— Dichotomische Übersicht 389.
Cetacea, Extremität, hintere 366.
— — vordere 367.
— Gebiß 375.
— — Rückbildung 379.
— Gehirn 370.
— Gehörorgan 374.
— Geographische Verbreitung 389.
— Geruchsorgan 371.
— Haarkleid 355.
— Hautdecke 356.
— Hautfurchen 357.
— Hautpanzer 357.
— Hirngewicht 370.
— Horntuberkel 357.
— Hyperphalangie 369.
— Jacobsonsches Organ 373.
— Kehlfurchen 357.
— Körpergewicht 370.
— Körpertemperatur 385.
— Larynx 385.
— Magen 381.
— Milchdrüse 358.
— Nagelbildungen 359.
— Nieren 386.
— Panniculus adiposus 356.
— Penis 388.
— Placenta 388.
— Prostata 388.
— Rippen 365.
— Sacrum 365.
— Schädel 359.
— — -Asymmetrie 362.
— Schallwellen, Fortleitung 375.
— Sinnesorgan, hydrostratisches 374.
— Sinushaare 355.
— Spiraculum 371.
— Spritzloch 371, 384.
— Tasthaare 355.
— Tauchen 384.
— Taxonomie 390.
— Testikel 386.
— Thorax 383.
— Thymus 386.
— Thyreoidea 386.
— Tiefenorgan 374.
— Trächtigkeit 388.
— Tuba Eustachii 375.
— Uterus 388.
— Vorgeschichte 395.
— Wirbelsäule 364.
— Zitzenscheide 358.
— Zitzentasche 358.
— Zunge 381.
— Zungenbein 364.
— carnivora 479.
— herbivora 479.
Cetotherium 409.
Chaetomys 289.
Chaetophractus 220.
Chalicotherioidea 688.

Chalicotherium XVIII, 686.
Chasmotherium XX, XXI, 660.
Cheiromeles 158.
Chilonatalus 149.
Chilonycteridae 154.
Chilonycteris 149.
Chilotherium 669.
Chimarrogale 121.
Chinchilla 291.
Chinchillidae 291.
Chirogale 736.
Chirogaleinae 735, 736.
Chiromyinae 735, 737.
Chiromyoides 740.
Chiromys 737.
Chironectes 71.
Chiropotes 794.
Chiroptera 129.
— Becken 138.
— Befruchtung 146.
— Darmkanal 144.
— Diagnose 147.
— Flugbewegung 139.
— Flugfähigkeit 139.
— Flughaut 130.
— Gebiß 140.
— Gehirn 139.
— Geographische Verbreitung 148.
— Geruchsorgan 140.
— Geschlechtsapparat, männlicher 146.
— Haarkleid 130.
— Hautdrüsen 130.
— Hinterextremität 138.
— Kopulation 146.
— Larynx 144.
— Lungen 145.
— Magen 144.
— Milchdrüsen 131.
— Milchgebiß 143.
— Nahrung, Art der 142.
— Nasenaufsätze 132.
— Nasenhöhle 135.
— Ohrmuschel 140.
— Ovarium 145.
— Ovulation 146.
— Patagium 129.
— Paukenhöhle 134.
— Penis 147.
— Pharynxgegend 144.
— Placenta 147.
— Saugscheiben 132.
— Schädel 133.
— Schultergürtel 136.
— Speicheldrüsen 143.
— Tabellarische Übersicht 149.
— Taxonomie 149.
— Testikel 146.
— Thorax 136, 145.
— Vorderextremität 137
— Vorgeschichte 158.
Chiroptera, Winterschlaf 145.
— Wirbelsäule 135.
— Zitzen 131.
— Zunge 143.
Chiruromys 287.
Chlamydophorinae 217, 220.
Chlamydophorus 217, 220.
Chlamydotherium 226.
Choerodon 619, 622.
Choerolophodon 469.
Choeromorus XXI, 547, 553.
Choeronycteris 149.
Choeropotamus 542, 554.
Choeropus 74.
Choerotherium 554.
Choloepus 216, 217.
Choneziphius 405.
Chrotomys 288.
Chrysochloridae 118, 128.
Chrysochloris 119.
Chrysocyon 325.
Chrysothrix 795.
Cimolestes 83.
Citellus 274, 299.
Civettictis 321.
Cladictidae 129.
Cladosictis 81.
Claeonodon 337.
Clemialites 796.
Coassus 571.
Cobus 585.
Cochlops 228.
Coelodonta 670.
Coelogenys 290.
Coendu 289.
Colobidae 805.
Colobotis 275.
Colodon 660.
Colonoceras 663.
Colpodon 511.
Conacodon 691.
Condylarthra 626.
Condylura 122.
Conepatus 335.
Conilurus 287.
Connochaetes 584.
Conoryctes 236.
Conoryctidae 236.
Corynorhinus 157.
Coryphodon XXI, XXIII, 692.
Coryphodontidae 692.
Cotylophora 565.
Craurothrix 288.
Creodonta 335.
Cricetinae 282.
Cricetodon 283.
Cricetomys 286.
Cricetulus 283.
Cricetus 283.
Crocidura 121.
Crocidurinae 120.
Crocotta 323.
Crossarchus 323.
Crossopus 120.
Crunomys 288.
Cryptophractus 219.
Cryptoprocta 322.
Cryptoproctinae 322.
Ctenodactylidae 292.
Ctenodactylus 292.
Ctenomys 292.
Cuniculus 284.
Cuon 327.
Cuoninae 327.
Cyclopes 217, 218.
Cyclopidius 609, 611.
Cyclothurus 218.
Cynaelurus 320.
Cynocephalus 803.
Cynodesmus 329.
Cynodictinae 328, 332.
Cynodictis XX, 328.
Cynodon 331.
Cynodontinae 331.
Cynodontomys 295.
Cynogale 321.
Cynomolgus 802.
Cynomorpha 784.
Cynomys 275.
Cynonycteris 150.
Cynopithecus 803.
Cynopterus 150, 151.
Cyon 327.
Cyrtodelphis 407.
Cystophora 352.
Cystophorinae 352.

D

Dachs 334.
Dactylopsila 77.
Dama 573, 577.
Damacerus 576.
Damaliscus 584.
Damhirsch 573.
Daphaenus 340.
Dasypodidae 217, 218, 223.
Dasypodinae 217, 219, 223.
Dasyprocta 290.
Dasyproctinae 290.
Dasypus 217, 219, 220.
Dasyuridae 68, 71.
Dasyurinae 71.
Dasyuroides 72.
Dasyurus 72.
Daubentonia 737.
Delphinapteridae 393.
Delphinapterus 393.
Delphinidae 394.
Delphininae 394.
Delphinoceti 408.
Delphinodon 408.
Delphinopsis 408.
Delphinus 395.
Deltatheridium 89.
Deltatheriidae 123.

Deltatherium 123.
Deltatheroides 89.
Dendrogale 116.
Dendrohyrax 437.
Dendrolagus 79.
Dendromyinae 286.
Dendromys 287.
Deomys 287.
Dermoptera 161.
— Becken 163.
— Darm 165.
— Diagnose 166.
— Fallschirm 161.
— Gebiß 164.
— Gehirn 163.
— Geographische Verbreitung 166.
— Gliedmaßen 163.
— Hautdrüsen 162.
— Magen 165.
— Patagium 161.
— Placenta 166.
— Schädel 162.
— Schultergürtel 163.
— Taxonomie 166.
— Testikel 166.
— Vorgeschichte 167.
— Wirbel 162.
— Zitzen 162.
— Zunge 165.
Desmana 122.
Desmaninae 121, 128.
Desmatophoca 353.
Desmodontidae 154.
Desmodus 154.
Desmostylus 44, 85.
Deuterotherium 700.
Diacodexis 618.
Diadactyla 70.
Diadiaphorus 700.
Diaemus 154.
Diaphorocetus 407.
Diceratheriinae 667.
Diceratherium 667.
Dicerinae 671.
Dicerorhinae 670.
Dicerorhinus XIX, 652, 670.
Diceros 653, 671.
Dichobune 617.
Dichobunidae 617.
Dichodon 615.
Diclidurus 155.
Dicotyles 553.
Dicotylinae 553.
Dicrocerus 575.
Dicrostonyx 284.
Didelphia 3, 45.
Didelphodus 90.
Didelphyidae 68, 70.
Didelphys 71.
Didolodidae 696.
Didolodus 699.
Didymictis 337.
Dilambdodonta 117.
Dinictis 317, 341.
Dinocerata 692.
Dinoceratidae 693.
Dinocyon 331.
Dinohyus 622.
Dinomyinae 290.
Dinomys 290.
Dinotheriidae 460.
Dinotherium XIX, 460.
Diochotichus 407.
Diphylla 154.
Diplacodon 684.
Diplobune XX, 543, 544.
Dipodidae 279.
Dipodipus 280.
Dipodoidea 279.
Diprotodon 76, 92.
Diprotodontia 68, 75.
Dipus 280.
Dissacus XXI, 338.
Ditremata 4.
Djadochtatherium 89.
Dobsonia 150.
Doedicuridae 235.
Doedicurinae 224, 229.
Doedicurus 229.
Dögling 393.
Dolichohippus 654, 657.
Dolichopithecus XVIII.
Dolichorhinus 684.
Dolichotis 291.
Doliochoerus 554.
Dorcatherium 564.
Dorcopsis 79.
Dorcotragus 585.
Dremotherium 575.
Drill 803.
Dromatherium 85.
Dromedar 559.
Dromicia 77.
Dromomeryx 603, 606.
Dryolestes 88.
Dryomys 278.
Dryopithecus XVIII, XIX, 827.
Dschiggetai 656.
Duplicidentata 265.

E

Echidna 41, 43.
Echidnidae 41.
Echimys 291.
Echinothrix 288.
Ectocion 630.
Ectoconus 691.
Ectypodus XXIV.
Edelhirsch 573.
Edelmarder 334.
Edentata 170.
Effodientia 173.
Eggysodon 669.
Eichhörnchen 273.
Eisbär 331.
Eisfuchs 325.
Elachoceras 695.
Elaphodus 572.
Elaphurus 573.
Elaphus 573, 577.
Elasmodontomys 299.
Elasmotheriidae 671.
Elasmotherium 672.
Elch 570.
Elefant 458.
Elefantengebiß 474.
Elen 570.
Elephantidae 471.
Elephantulus 117.
Elephas XVIII, 458, 471.
Eligmodontia 283.
Eliomys 278.
Eliurus 282.
Ellobii 284.
Ellobius 282, 284.
Elotheriidae 618.
Elotherium XX.
Elphidotarsius 759.
Emballonura 149.
Emballonuridae 154.
Emballonurinae 154.
Emballonuroidea 154.
Embrithopoda 440.
Enhydra 335.
Entelodon 619, 623.
Entelonychia 509.
Entomolestes 125.
Entoptychus 277.
Eoanthropus 830.
Eobasileus 695.
Eocetus 400.
Eochiromys XXI.
Eodidelphys 83.
Eohippus XXIII, 675.
Eomoropus 688.
Eomys 280, 298.
Eonycteris 151.
Eosiren 500.
Eostyloceros 575.
Eotherium 490, 497.
Eotrigonias 668.
Epanorthidae 74, 80, 82.
Epiaceratherium 668.
Epihippus XXIII, 677, 679.
Epimycteri 317.
Epimys 285.
Epitherium 698.
Epomophorus 150.
Epomops 151.
Eporeodon 610.
Eptesicus 156.
Equidae 650, 653, 676.
Equus XVIII, XXII, 654, 682.
Erdwolf 324.
Erethizon 289.
Erethizontidae 289.
Ericulus 117.
Erignathus 352.

Erinaceidae 119.
Erinaceinae 119.
Erinaceoidea 119.
Erinaceus 119, 127.
Eriodes 796.
Eriomys 291.
Erophila 153.
Erythrocetus 805.
Esthonyx 168.
Euarctos 330.
Eubalaena 390.
Eucholoeops 231.
Euchoreutes 280.
Eucinepeltus 228.
Eucreodi 337.
Eucrotaphus 609.
Euderma 157.
Eudiastatus 796.
Euhapsis 276.
Eumeryx 602.
Eumetopias 351.
Eumylodon 233.
Eumys 283.
Eupetaurus 274.
Euphracti 220.
Euphractinae 217, 219.
Euphractus 217, 220.
Eupleres 322.
Euplerinae 322.
Euprotogonia 630, 674.
Eurasien 17.
Eurhinodelphidae 407.
Eurhinodelphis 407.
Euryacodon 755.
Euryzygoma 92.
Eusosmodon XXIV.
Eutamias 274.
Eutheria 3, 4, 5.
Evotomys 284.

F

Feh 273.
Feldhase 270.
Feldmäuse 284.
Felidae 317, 318.
Felinae 319.
Felis XVIII, XIX, 319, 341.
Felsinotherium 498, 503.
Ferae 300.
Feresia 389.
Fettschwanzschafe 590.
Fettsteißschafe 590.
Fiber 284.
Fischotter 335.
Fissipedea 300.
— Analdrüsen 301.
— Clavicula 307.
— Darmkanal 314.
— Diagnose 315, 336.
— Fuß 308.
— Gebiß 311.
— Gehirn 310.
— Geographische Verbreitung 316.
Fissipedea, Haarkleid 300.
— Hand 308.
— Hautdrüsen 301.
— Hyoidbogen 306.
— Krallen 303.
— Magen 314.
— Milchdrüsen 303.
— Milchgebiß 313.
— Nagelphalangen 309.
— Niere 314.
— Penis 314.
— Placenta 315.
— Schädel 303.
— Sinnesorgane 310.
— Sohlenballen 309.
— Stinkdachs 301.
— Stinkdrüsen 301.
— Stinktier 301.
— Tabellarische Übersicht 318.
— Taxonomie 317.
— Testikel 314.
— Tympanicum 304.
— Uterus 315.
— Violdrüse 303.
— Vorgeschichte 335.
— Wirbelsäule 307.
— Zeichnung 300.
— Zibethindrüse 302.
— Zibetorgan 302.
— Zitzen 303.
— Zunge 314.
Flußpferde 545.
Foetorius 333.
Fossa 322.
Frettchen 333.
Fuchs 325.
Funambulus 274.
Funisciurus 274.
Furchenwale 391.
Furcifer 571.
Furipterinae 155, 157.
Furipterus 157.

G

Galaginae 735, 739.
Galago 739.
Galemys 122.
Galeopithecidae 161.
Galeopithecus 166.
Galeopterus 167.
Galera 334.
Galerix XIX, 127.
Galictis 334.
Galidia 322.
Galidictinae 322.
Galidictis 322.
Gallerella 323.
Galliaetatus 185.
Ganodonta 125, 168, 171, 235, 294.
Gartenschläfer 278.
Garzonia 80.
Gaur 594.
Gayal 594.
Gazella 585, 586.
Gazellen 585.
Gelocidae 564.
Gelocus XX, 565.
Gemse 587.
Genetta 321.
Geniohyus 439.
Geogale 118.
Geographische Verbreitung 7.
Geomyidae 276.
Geomyoidea 276.
Geomys 277.
Georhychus 288.
Geosciurus 274.
Gepard 320.
Gerbillinae 287.
Gerbillus 287.
Gespenstaffe 753.
Gibbons 807.
Giraffa 597, 598.
Giraffe 596.
Giraffidae 595.
— Taxonomie 596.
— Vorgeschichte 598.
Giraffinae 599.
Glattwale 390.
Glaucomys 274.
Gliridae 267.
Glis 278.
Globicephala 394.
Glossophaga 149.
Glossophaginae 153.
Glyptatelus 235.
Glyptodon 227.
Glyptodontidae 223, 227.
Glyptodontinae 224, 228.
Glyptotherium XXII, 228.
Gonotelma 542.
Gorilla 811, 823.
Grampus 394.
Graphiurus 278.
Gravigrada 224, 229.
Griphopithecus XIX, 827.
Grison 334.
Grizzly-Bär 330.
Grönlandwal 390.
Grunzochse 595.
Grymaeomys 71.
Grypotherium 233.
Gulo 334.
Gymnobelideus 77.
Gymnoptychus 277, 298.
Gymnura 119.
Gymnurinae 119.
Gypsonyctops 89, 127.

H

Haarschafe 590.
Habrothrix 283.
Hadropithecus 745.

Halbesel 655, 656.
Halichoerus 352.
Halicore 495.
Halicoridae 495.
Halitheriinae 502.
Halitherium 498, 502.
Halmariphus 80.
Halmaturus 79.
Hamster 283.
Hanuman 805.
Hapale 787.
Hapalemur 736.
Hapalidae 783, 784.
— Darmkanal 786.
— Daumen 785.
— Diagnose 787.
— Gebiß 786.
— Gehirn 786.
— Geographische Verbreitung 787.
— Haarkleid 783.
— Hallux 785.
— Krallen 785.
— Krallenaffen 785.
— Laryngealsack 786.
— Nagelbekleidungen 785.
— Penis 786.
— Schädel 785.
— Scrotum 786.
— Talus 785.
— Tarsus 785.
— Taxonomie 787.
— Tympanicum 786.
— Wirbelsäule 786.
— Zitzen 787.
Hapalops 230, 232.
Haplobunodon XXI.
Haplocerus 587.
Haploconus 691.
Haplodon 272.
Haplodontidae 272.
Haplodontoidea 272.
Harpiocephalus 157.
Harpyia 151.
Harpyionycteris 151.
Hase 270.
Hase, patagonischer 291.
Haselmaus 278.
Haushund 326.
Hauskatze 319.
Hausmaus 285.
Hauspferd 655.
Hausratte 285.
Hausschweine 551.
Hausziegen 589.
Hegetotheriidae 507.
Hegetotherium 507.
Helaletes 660.
Helaletidae 660.
Helarctos 330.
Helictidini 334.
Helictis 334.
Heliosciurus 274.
Heliscomys 277.
Helladotherium 598.
Helogale 323.
Helohyus 542, 623.
Hemiacodon 754, 758.
Hemicentetes 118.
Hemiderma 153.
Hemiderminae 149.
Hemigalago 739.
Hemigalus 321.
Hemiganus 236.
Hemimastodon 465.
Hemithlaeus 691.
Hemitragus 589.
Hemiurus 71.
Henricoosbornia 507.
Henricoosborniidae 507.
Heptodon 660.
Hermelin 333.
Herpestes 323.
Herpestinae 322.
Herpestoidea 317, 318.
Herrentiere 714.
Hesperomyinae 283.
Hesperomys 283.
Hesperopithecus 831.
Heterocephalus 239, 288.
Heterochiromys 740.
Heterohyus XXI, 740.
Heteromyidae 276.
Heteromys 276.
Heterotochthon 9.
Hexaprotodon 546, 547.
Hicanodonta 217, 223.
Hipparion XVIII, XXII, 677.
Hippidium 683.
Hippocamelus 571.
Hippoidea 674.
Hippopotamidae 545.
— Taxonomie 546.
— Vorgeschichte 547.
Hippopotamus 546.
Hipposideros 153.
Hippotigris 655, 657.
Hippotraginae 584.
Hippotragus 584.
Hirsche 568.
Hirscheber 552.
Höhlenbär 331.
Holarktische Region 11, 16, 17.
Holochirus 283.
Homacodon 618.
Homalodontotheriidae 511.
Homalodontotherium 511.
Homocentrus 796.
Homunculites 796.
Honigdachs 334.
Hoplophorinae 224.
Huanaco 559.
Hund 326.
Hyaena XVIII, 323.
Hyaenarctos 329, 331, 340.
Hyäne 323.
Hyaenidae 318, 323.
Hyaeninae 324.
Hyaenodon 339.
Hyaenodontidae 338.
Hyaenodontinae 339.
Hydaspitherium 599.
Hydrelaphus 570.
Hydrochoerinae 290.
Hydrochoerus 290.
Hydrodamalidae 495.
Hydrodamalis 495, 503.
Hydromyinae 287.
Hydromys 287.
Hydropotes 570.
Hydrurga 352.
Hyelaphus 573.
Hyemoschus 564.
Hylobates 811.
Hylobatidae 784, 807.
— Coecum 809.
— Darmlänge 809.
— Diagnose 810.
— Füße 808.
— Gebiß 809.
— Gehirn 808.
— Geographische Verbreitung 810.
— Gesäßschwielen 808.
— Haarkleid 807.
— Hände 808.
— Kehlsack 809.
— Larynx 809.
— Lunge 809.
— Magen 809.
— Penis 810.
— Placenta 810.
— Schädel 807.
— Scrotum 810.
— Sitzbeinhöcker 808.
— Spannhäute 808.
— Sternum 808.
— Symphalangus 811.
— Taxonomie 811.
— Thorax 808.
— Vorderextremitäten 807.
— Wirbelsäule 808.
— Zahnwechsel 809.
Hylochoerus 553.
Hylomys 119.
Hyoboops 542.
Hyomeryx 609.
Hyopsodontidae 124, 628.
Hyopsodus 628, 674.
Hyotheridium 89.
Hyotherium XIX, 553.
Hyperleptus 231.
Hyperoodon 393.
Hypertragulidae 565, 599.
Hypertragulinae 602.
Hypertragulus 602.
Hypisodinae 606.
Hypisodus 606.
Hypoconifera 616.
Hypohippus 677, 683.
Hypomycteri 324.

Hypotheria 2.
Hypsignathus 151.
Hypsiprymnodon 78.
Hypsiprymnodontinae 78.
Hypudaeus 284.
Hyrachyus 662.
Hyracodon 74, 662.
Hyracodontidae 651, 662.
Hyracoidea 425.
— Auge 431.
— Coecum 434.
— Diagnose 435.
— Gebiß 432.
— Gehirn 431.
— Gehörorgan 432.
— Geographische Verbreitung 436.
— Geruchsorgan 431.
— Gliedmaßen 430.
— Haarkleid 427.
— Hautdrüsen 427.
— Hufe 428.
— Hyraceum 434.
— Magen 433.
— Milchdrüsen 427.
— Milchgebiß 433.
— Nieren 434.
— Placenta 435.
— Schädel 428.
— Sohlenballen 428.
— Taxonomie 436.
— Testikel 434.
— Tuba Eustachii 432.
— Tympanicum 429.
— Uterus 435.
— Vorgeschichte 437.
— Wirbelsäule 430.
— Wundernetze 434.
— Zitzen 427.
— Zungenbein 430.
Hyracops 437.
Hyracotherium XXI, 675.
Hyrax 436.
Hystricidae 289.
Hystricognathi 246, 288.
Hystricoidea 288, 298.
Hystricomorpha 267, 288.
Hystrix 289.

I

Ichneumia 323.
Ichthyomus 283.
Icticyon 328.
Ictis 333.
Ictitherium XVIII, 323.
Ictonyx 334.
Ictops 126.
Idiurus 277.
Igel 119.
Ignacius XXIV, 740.
Iltis 333.
Indische Region 8.
Indo-australisches Übergangsgebiet 11, 20.
Indricotheriidae 672.
Indricotherium 672.
Indris 737.
Indrisinae 735, 736, 744.
Inia 392.
Iniinae 392.
Insectivora 93.
— Augen 102.
— Becken 100.
— Darmkanal 108.
— Diagnose 111.
— Gebiß 104.
— Gehirn 102.
— Gehörorgan 103.
— Geographische Verbreitung 112.
— Geruchsorgan 103.
— Gliedmaßen 99.
— Haarkleid 94.
— Hautdrüsen 95.
— Hautmuskulatur 96.
— Hautsinnesorgane 104.
— Larynx 109.
— Lebensweise 94.
— Lungen 109.
— Muskelsystem 101.
— Nase, äußere 104.
— Placentation 111.
— Schädel 96.
— Schultergürtel 99.
— Systematische Übersicht 114.
— Taxonomie 112.
— Urogenitalorgane 109.
— Vorgeschichte 122.
— Winterschlaf 109.
— Wirbelsäule 99.
— Zitzen 95.
Interatheriida 506.
Interatherium 507.
Inuus 802, 823.
Iranotherium 672.
Ischyorhynchus 407.
Ischyromyidae 271, 296.
Ischyromys 296.
Isectolophus 660.
Isotemnidae 511.
Isotemnus 511.
Issiodoromys 277, 298.
Ithygrammodon 542.

J

Jaculus 280.
Jagdhund 327.
Jagdtiger 320.
Jaguar 319.
Javaneraffe 802.

K

Kachelot 393.
Kamele 555.
Kaninchen 270.
Kapuziener-Affen 795.
Karbau 593.
Kentriodon 408.
Kerivoula 149.
Kiang 656.
Klappmütze 352.
Klippdachs 427.
Klippschliefer 427.
Koalemus 92.
Koboldmaki 753.
Kogia 393.
Kragenbär 330.
Kudu 587.
Kulan 656.

L

Labidolemur XXIV, 740.
Lagenorhynchus 394.
Lagidium 291.
Lagomorpha 265, 267, 293.
Lagomyidae 266, 293.
Lagomys 270, 293.
Lagopsis 293.
Lagorchestes 79.
Lagostomus 291.
Lagostrophus 79.
Lagothrix 796.
Lama 559, 560.
Lambdaconus 699.
Lambdotherium 684.
Lamnungia 427.
Laponder-Affe 803.
Lasiopyga 804.
Latax 335.
Lavia 149.
Lemmi 284.
Lemming 284.
Lemmus 284, 299.
Lemur 734, 743.
Lemuridae 734, 743.
Lemurinae 734, 735, 743.
Lemuroidea 716, 718.
— Augen 728.
— Bulla auditiva 723.
— Carotis interna 724.
— Colonschleife 730.
— Darm 730.
— Diagnose 733.
— Dichotomische Übersicht 735.
— Fallschirmbildungen 720.
— Gebiß 728.
— Gehirn 727.
— Gehörknöchelchen 728.
— Geographische Verbreitung 734.
— Geruchsorgan 725, 728.
— Geschlechtsdrüsen, accessorische 732.
— Gliedmaßen 726.
— Haarkleid 718.
— Hallux 720.
— Hautdrüsen 719.
— Hyoid 724.
— Integumentalfalten 719.

Lemuroidea, Kehlkopf 731.
— Lacrymale 722.
— Lebensweise 720.
— Leber 730.
— Magen 730.
— Nagelphalangen 720.
— Ohrmuscheln 728.
— Os clitoridis 733.
— Penis 733.
— Penisknochen 733.
— Phalangen 720.
— Placenta 733.
— Pollex 720.
— Schädel 721.
— Scrotum 732.
— Syndaktylie 721.
— Tarsus 727.
— Taxonomie 734.
— Testikel 732.
— Thorax 726.
— Tympanicum 723.
— Uterus 733.
— Vorgeschichte 739.
— Winterschlaf 719.
— Wirbelsäule 725.
— Wundernetze 732.
— Zitzen 719.
— Zunge 730.
Leo 319.
Leontinia 511.
Leontiniidae 511.
Leontocebus 788.
Leopard 319.
Lepilemur 736.
Leporidae 270, 293.
Leporillus 287.
Leptauchenia XXIII, 609, 611.
Leptictidae 126.
Leptictis 126.
Leptobos 592.
Leptodon 439.
Leptomanis 185.
Leptomerycinae 602.
Leptomeryx 565, 604.
Leptomys 287.
Leptonycteris 149.
Lepus 270.
Lestodon 233.
Leuconoë 157.
Libypithecus 832.
Libytherium 598.
Lichanotus 737.
Limnogale 118.
Limnolagus 270.
Limnotragus 587.
Linsanga 322.
Lipotes 392.
Lipotyphla 113.
Listriodon XIX, 554.
Lithocranius 586.
Litopterna 695.
Lobodon 352.
Lobodoninae 352.
Lobostoma 149.
Lobostominae 154.
Löwe 319.
Löwenäffchen 788.
Loncheres 291.
Lonchorhina 149.
Lophiobunodon XXI.
Lophiodon XX, XXI, 660.
Lophiodontidae 651, 660.
Lophiohyus 542.
Lophiomeryx 565, 602.
Lophiomyinae 283.
Lophiomys 283.
Lophiotherium XX, XXI, 675.
Loris 739.
Lorisidae 735, 738.
Lorisinae 735, 738.
Loxodonta 458, 474.
Loxolophodon 694.
Luchs 320.
Ludolphozecora 657.
Lutra 335.
Lutreola 333.
Lutrinae 335.
Lutrogale 335.
Lycalopex 325.
Lycaon 327.
Lyciscus 326.
Lymodon 233.
Lyncodon 334.
Lynx 320.
Lysiurus 220.

M

Macaca 802.
Macacus XVIII, 802, 832.
Machairodontinae 341.
Machairodus XVIII, XIX, 341.
Macrauchenia 696.
Macraucheniidae 696.
Macrogalidia 321.
Macroglossinae 151.
Macroglossus 151.
Macropodinae 78.
Macropus 79.
Macrorhinus 352.
Macroscelides 117.
Macroscelididae 116.
Macroscelidinae 117.
Macrotherium XIX, 687.
Madagassische Region 11, 19.
Madoqua 585, 586.
Madoquinae 585.
Makak 802.
Malbruk 804.
Mallomys 287.
Mammut 477.
Manatherium 503.
Manatidae 495.
Manatus 495, 504.
Mandrill 803.
Mandrillus 803.
Mangaby 804.
Manidae 173.
Manis 184.
Mara 291.
Marmosa 71.
Marmota 275.
Marmotidae 275.
Marsupialia 3, 5, 45.
— Auge 57.
— Backentaschen 63.
— Becken 53.
— Beuteljunge 64, 67.
— Beutelknochen 53.
— Bezahnung, diprotodonte 58.
— — polyprotodonte 58.
— Blutgefäßsystem 65.
— Blutwärme 65.
— Brutbeutel 48.
— Cathaerodaktylie 54.
— Darmkanal 64.
— Diagnose 69.
— Färbung 46.
— Flughaut 47.
— Gaumenleisten 63.
— Gebiß 58.
— Geburtsweg, pseudovaginaler 66.
— Gehirn 56.
— Gehörorgan 57.
— Geographische Verbreitung 69.
— Geruchsorgan 57.
— Geschlechtsapparat, weiblicher 66.
— Gliedmaßen 53.
— Haarkleid 46.
— Hautdrüsen 47.
— Hoden 66.
— Kloake 67.
— Larvenorgane 69.
— Larvenstadium 69.
— Larynx 65.
— Magen 64.
— Marsupium 48.
— Milchdrüsen 47.
— Musc. compressor mammae 49.
— Nagelbekleidung 47.
— Nieren 65.
— Ossa marsupialia 53.
— Penis 65.
— Placentation 67.
— Proplacentalia 67.
— Putzzehe 54.
— Saugmund 65.
— Schädel 49.
— Schultergürtel 53.
— Sinus vaginalis 66.
— Syndaktylie 54.
— Tabellarische Übersicht 68.
— Taxonomie 70.

Marsupialia, Unterkieferhälften, deren Eigenbewegung 52.
— Urethraldrüsen 66.
— Uterinmilch 67.
— Vagina, dritte 66.
— — mediane 66.
— Vorgeschichte 79.
— Wirbelsäule 52.
— Zunge 64.
— Zungenbein 52.
Martes 333.
Mastacomys 287.
Mastodon 469.
Mastodontidae 464.
Maulesel 657.
Maultier 657.
Maulwürfe 121.
Mazama 571.
Mediterranes Übergangsgebiet 11, 18.
Meerkatzen 804.
Meerschweinchen 290.
Megacephalon 657.
Megachiroptera 149.
Megachoerus 620, 622.
Megaderma 149.
Megadermatidae 152.
Megaladapinae 743.
Megaladapis 743.
Megalindris 744.
Megalocnus 231.
Megaloglossus 151.
Megalonychinae 224, 229, 230.
Megalonychotherium 231.
Megalonyx 231.
Megalotis 325.
Megamys 299.
Megaptera 391.
Megatheriinae 224, 229, 232.
Megatherium 232.
Meles 334.
Melinae 334.
Melini 334.
Mellivora 334.
Mellivorini 334.
Melursus 329.
Meninatherium 668.
Meniscodon 618.
Meniscoessus 84.
Meniscomys 297.
Meniscotheriidae 437, 630.
Meniscotherium 437, 631.
Menoceras 667.
Menotyphla 113.
Menschenaffen 811.
Mephitis 335.
Meriones 287.
Merychippus XXII, 679.
Merychyus 611.
Merycochoerus 611.
Merycoidodon 609.
Merycoidodontinae 609.
Merycopotamus 552.
Merycops 542.
Mesaxonia 415, 424, 625.
— Systematische Übersicht über die Familien 626.
Meseutheria 90.
Mesocnus 231.
Mesocricetus 283.
Mesohippus XXIII, 679.
Mesonyx 338.
Mesopithecus XVIII.
Mesoplodon 393, 406.
Mesopropithecus 744.
Mesoreodon 610.
Metacheiromys 237.
Metahyrachyus 663.
Metamynodon 665.
Metatheria 2, 5, 45.
Metaxytherium 498, 502.
Meteutatus 235.
Metopotaxus 229.
Metoreodon 610.
Metriotherium 618.
Miacidae 328, 337.
Miacinae 338.
Miacis 338, 340.
Michochoerus XX, XXI.
Microbiotheriidae 80, 294.
Microbiotherium 80.
Microcebus 736.
Microchiroptera 151.
Microchoerus 756, 758.
Microcnus 231.
Microconodon 86.
Microgale 118.
Microhyus XXI.
Microlestes 85.
Micromeryx 575.
Micromys 286.
Micromycteris 149.
Microrhynchus 737.
Microsyopidae 125.
Microsyops 295.
Microti 284.
Microtinae 283.
Microtus 284.
Midas 787.
Mindoro-Büffel 593.
Miniopterus 157.
Mioclaenidae 124, 628.
Mioclaenus XXIV, 628.
Miohippus XXIII, 679.
Miomeryx 602.
Mionina 157.
Miosereninae 503.
Miosiren 503.
Mioziphius 404.
Mirounga 352.
Mischgebiete 10.
Mixocebus 736.
Mixodectes 295.
Mixodectidae 124, 295, 718.
Mixohyrax 439.
Mixtotherium 544.
Moeritheriidae 459.
Moeritherium 459.
Molossidae 155, 158.
Molossus 158.
Monachinae 352.
Monachus 352.
Monocerhinus 671.
Monodelphia 3, 5, 93.
Monodon 393.
Monophyllus 149.
Monotherium 353.
Monotremata 2, 4, 22.
— Backentaschen 34.
— Becken 30.
— Brutbeutel 24.
— Brutpflege 39.
— Darm 35.
— Diagnose 41.
— Drüsen, accessorische 38.
— Ei 39.
— Gebiß 33.
— Gehirn 30.
— Gehörorgan 32.
— Geographische Verbreitung 41.
— Geruchsorgan 31.
— Geschlechtsapparat, weiblicher 39.
— Gliedmaßen, Haltung der 30.
— Haarkleid 23.
— Haut 23.
— Hautdrüsen 23.
— Herz 35.
— Hornschnabel 24.
— Hornzähne 34.
— Incubatorium 24.
— Kloake 36.
— Kloakentiere 23.
— Körpertemperatur 36.
— Labyrinth 32.
— Leber 35.
— Magen 35.
— Mammardrüsen 23.
— Mammarhaare 23.
— Nieren 37.
— Paukenhöhle 32.
— Penis 37.
— Pterygoid 32.
— Respirationsorgane 36.
— Schädel 25.
— Schenkeldrüse 24.
— Schultergürtel 29.
— Sinnesorgane 31.
— Speicheldrüsen 34.
— Spornknochen 24.
— Taxonomie 41.
— Urogenitalapparat 36.
— Vorgeschichte 42.
— Wirbelsäule 29.
— Zungenbein 29.
Mormoops 149.
Mormopini 154.
Moropus 687.

Morphippus 508.
Moschinae 568.
Moschiola 564.
Moschus 569, 581.
Moschusochse 591.
Monillacitherium 618.
Mufflon 589.
Muletia 219.
Multituberculata 44, 84.
Mungos 322.
Mungotinae 322.
Muntiacinae 574.
Muntiacini 572.
Muntiacus 572.
Muntjack 572.
Muntjakhirsche 574.
Mures americanae 283.
Muridae 281, 282.
Murinae 285.
Murmeltier 275.
Mus 285.
Musang 321.
Muscardinus 278.
Mustangs 655.
Mustela 333.
Mustelidae 318, 332.
Mustelinae 333.
Mustelini 333.
Mycetes 794.
Mycetinae 794.
Mydaus 335.
Mygale 122.
Mygalinae 121.
Mylagaulidae 297.
Mylagaulodon 297.
Mylagaulus 297.
Mylodon 232, 233.
Mylodontinae 224, 229, 232.
Myocastor 291.
Myodes 284.
Myohyracidae 440.
Myohyrax 440.
Myoidea 280.
Myoidei 277.
Myomorpha 267, 277.
Myomorphen 279.
Myopotamus 291.
Myoprocta 290.
Myopus 284.
Myoscalops 288.
Myotalpa 282.
Myotis 156.
Myoxidae 278.
Myoxiformes 278.
Myoxoidea 278.
Myoxus 278.
Myrmecobiinae 72.
Myrmecobius 72.
Myrmecoboides 83.
Myrmecophaga 217, 218.
Myrmecophagidae 217, 218, 225.
Mystacoceti 390, 409.
Mystacopinae 155.
Mystacops 158.
Mystax 787.
Myzopoda 157.
Myzopodidae 155, 157.

N

Nandinia 322.
Nannopithex 757.
Nannosciurus 274.
Narwal 393.
Nasalis 805.
Natalidae 157.
Natalus 149.
Navajovius XXIV.
Nearktische Region 8.
Nearktische Subregion 11, 16.
Necrodasypus 221.
Necrolemur XX, XXI, 756, 758.
Necrolestes 128.
Necrolestidae 81, 128.
Necromanis 185.
Necromantis 160.
Nectogale 121.
Nectomys 283.
Nemestrinus 802.
Nemorhaedus 587.
Neobalaena 391.
Neobunodontia 545.
Neofelis 319.
Neogaea 9, 11, 14.
Neohipparion XXII, 680.
Neomylodon 233.
Neomys 120.
Neophocaena 394, 408.
Neopithecus XVIII, 829.
Neoplagiaulax XXI, XXIV, 83.
Neosciurus 273.
Neosqualodon 403.
Neotetracus 119.
Neotraginae 585.
Neotragus 585.
Neotropische Region 8.
Nesocia 286.
Nesodon 508.
Nesodontidae 508.
Nesolagus 270.
Nesomyidae 282.
Nesomys 282.
Nesonycteris 151.
Neurogymnurus 127.
Neurotrichus 122.
Neuryurus 229.
Nilgau 587.
Nimravus 317, 341.
Noctilio 155.
Noctilionidae 155.
Nomarthra 171, 186.
Nonruminantia 545.
Nordkaper 391.
Nörz 333.
Notharctinae 741.
Notharctus 741, 797.
Nothocyon 329, 340.
Nothodectes 740.
Nothrotherium 231, 232.
Notiosorex 120.
Notodiaphorus 700.
Notogaea 11.
Notohippidae 508.
Notohippus 508.
Notopithecidae 506.
Notopithecus 506.
Notopteris 151.
Notoryctes 73.
Notoryctinae 73.
Notostylopidae 510.
Notostylops 510.
Nototherium 76, 92.
Notoungulata 422, 504.
Nyctalus 156.
Nycteris 152.
Nycticebus 739.
Nyctiellus 149.
Nyctinomus 158.
Nyctipithecinae 793.
Nyctipithecus 793.
Nyctitherium 127.
Nyctymene 151.

O

Ochotona 270, 293.
Ochotonidae 266, 293.
Octodon 291.
Octodontidae 291.
Odobenidae 351.
Odobenotherium 353.
Odobenus 351.
Odocoileus 571.
Odontoceti 392.
Oedipomidas 788.
Ogmorhinus 352.
Ohrenrobben 350.
Okapia 597.
Okapiinae 599.
Oligokyphus 85.
Ommatophoca 352.
Omomys XXI, 754, 758.
Onager 655, 656.
Onohippidium 683.
Onychodectes 236.
Opolemur 736.
Opossum 71.
Orang-Utan 811, 822.
Orasius XVIII, 598.
Orca 394.
Orcaella 394.
Orcinus 394.
Oreamnos 587.
Oreas 587.
Oreodon XXIII, 609.
Oreodontidae 608.
Oreodontinae 609.
Oreomys 286.
Oreopithecus 825, 831.

Oreotraginae 585.
Oreotragus 585.
Orientalische Region 8, 11, 20.
Ornithodelphia 2, 22.
Ornithorhynchidae 42.
Ornithorhynchus 42, 43.
Oroacrodon 699.
Orohippus XXIII, 677.
Orolestes 74.
Orthaspidotherium XXI, 631.
Orthoarthrus 185.
Orthocynodon 666.
Orycteropodidae 700.
Orycteropus 700.
Oryctolagus 270.
Oryx 584.
Oryzomys 283.
Oryzorictes 118.
Oryzorictinae 118.
Ost-Affen 797.
Otaria 351, 353.
Otariidae 349.
Otocyon 328.
Otolemur 739.
Otolicnus 739.
Otomyinae 286.
Otomys 286.
Otter 335.
Ourebia 585.
Ovibos 591.
Ovibovinae 591.
Ovinae 583, 588.
Ovis 589.
Oxacron 625.
Oxyaenidae 317, 338.
Oxyclaenidae 90.
Ozelot 320.

P

Paca 290.
Pachyacanthus 409.
Pachyaena 338.
Pachycynodon 331.
Pachyhyrax 439.
Pachynolophus XX, XXI, 675.
Pachyrukhos 507.
Pachyura 120.
Pachyuromys 287.
Paedopithex 831.
Paguma 321.
Palaeanodon 237.
Palaeanodonta 187, 237.
Palaearctonix 338.
Paläarktische Region 8.
— Subregion 11.
Palaechthon 759.
Palaeochoerus 551, 553.
Palaeocyon 329.
Palaeoerinaceus 127.
Palaeogaea 9.
Palaeohippidae 650.
Palaeolagus 293.
Palaeomastodon 464.
Palaeomerycinae 575.
Palaeomeryx XIX, 575, 591, 598.
Palaeonictis XXI, 317, 338.
Palaeonycteris 159.
Palaeopeltis 235.
Palaeophocaena 408.
Palaeopropithecus 744.
Palaeorycteropus 712.
Palaeoryctes 90, 127.
Palaeoryx XVIII, 584.
Palaeosimia 827.
Palaeosinopa 126.
Palaeostylops 506, 510.
Palaeosyopidae 650, 684.
Palaeosyops 684.
Palaeotherium XX, XXI, 675.
Palaeotragus XVIII, 598.
Palaeoziphius 406.
Palmroller 321.
Paloplotherium XX.
Pan 823.
Panther 319.
Panthera 319.
Pantherinae 319.
Pantholops 586.
Pantodonta 692.
Pantolambda XXIV, 690.
Pantolambdidae 694.
Pantolestes 126, 354.
Pantolestidae 125, 126.
Pantostylopidae 507.
Pantotheria 86.
Papio 803, 832.
Paracaenopus 668.
Paraceratherium 672.
Paracynodon 331.
Paradoxurini 321.
Paradoxurus 321.
Parahipparion 683.
Parahippus XXII, 679.
Parahyus 622.
Parailurus 332.
Paramanis 184.
Paramylodon 233.
Paramys XXI, 293, 295, 296.
Parapithecus 824.
Parascalops 122.
Paratheria 170.
Paratylopus 561.
Paraxonia 415, 517.
Pareutatus 225.
Pariahund 327.
Paromomys 759.
Patriocetus 400.
Patriofelis 338.
Paucituberculata 74.
Pavian 803.
Pecora 565.
— Bulla ossea 566.
— Gebiß 567.
Pecora, Haarkleid 565.
— Hautdrüsen 565.
— Kanonenknochen 566.
— Placenta 567.
— Riechwülste 566.
— Schädel 566.
— Tympanicum 566.
— Ulna 566.
— Wirbel 566.
— Zitzen 566.
Pectinator 292.
Pedetes 277.
Pedetidae 277.
Pelea 585.
Pelonax 622.
Peltateloidea 45.
Peltephilinae 223.
Peltephilus 226.
Pelycodus 741.
Peraceras XXII, 668.
Peradectes XXIV, 83.
Peragale 73.
Peralestes 87.
Perameles 73.
Peramelidae 68, 73.
Peramys 71.
Peratherium 82.
Periconodon 757.
Periptychidae 690.
Periptychus 691.
Perissodactyla 631.
— Antorbitaldrüsen 636.
— Auge 643.
— Carpus 641.
— Darm 647.
— Diagnose 648.
— Diverticula tubae auditivae 644.
— Diverticulum nasi 643.
— Eustachische Röhre 644.
— Extremitäten 640.
— Gebiß 644, 645.
— Gehirn 642.
— Geographische Verbreitung 649.
— Geruchsorgan 642.
— Geschlechtsdrüsen, accessorische 648.
— Griffelbeine 641.
— Haarkleid 632.
— Hautdrüsen 635.
— Horn 632.
— Hornschuh 633.
— Huf 633.
— Integument 632.
— Jacobsonsches Organ 643.
— Kastanien 633.
— Kehlkopf 647.
— Lippen 646.
— Magen 646.
— Milchdrüsen 637.
— Nasenloch, falsches 643.
— Nasentrompete 643.

Perissodactyla, Nieren 647.
— Orbita 638.
— Placenta 648.
— Präorbitaldrüsen 636.
— Präorbitalgrube 636.
— Schädel 637.
— Schulterblatt 640.
— Sohlenhorn 635.
— Sporn 633, 645.
— Tabellarische Übersicht 650.
— Talus 641.
— Taxonomie 649.
— Testikel 648.
— Trommelhöhle 643.
— Tympanicum 637.
— Uterus 648.
— Vorgeschichte 658.
— Wirbelsäule 639.
— Zahnkrone 644.
— Zehenballen 634.
— Zitzen 637.
— Zunge 646.
— Zungenbeinapparat 639.
Pernatherium 688.
Perodicticus 739.
Peromyscus 283.
Petaurista 77.
Petauroides 77.
Petaurus 77.
Petrodromus 117.
Petrogale 79.
Petromyidae 274.
Petromys 292.
Pfahlbautenhund 326.
Pfeifhasen 266.
Pferde 655.
— gestreifte 957.
Phacochoerus 553.
Phalanger 77.
Phalangeridae 68, 76.
Phalangerinae 77.
Phalangista 77.
Phascolarctidae 68, 75
Phascolarctus 75.
Phascolestes 88.
Phascologale 72.
Phascolomys 76.
Phascolonus 92.
Phascolotherium 86.
Phatages 184.
Phataginus 184.
Phenacocoelus 611.
Phenacodontidae 629.
Phenacodus XXI, 630.
Phenacolemur 740.
Philander 71.
Phiomia 464.
Phiomys 298.
Phlaeomys 286.
Phlaocyon 331.
Phoca 353.
Phocaena 394, 408.
Phocaeninae 394.
Phocidae 351.
Phocinae 351.
Phococetus 400.
Phodotes 149.
Pholidota 171, 173.
— Analdrüsen 174.
— Auge 179.
— Becken 178.
— Darmkanal 182.
— Diagnose 183.
— Fuß 178.
— Gebiß 180.
— Gehirn 178.
— Gehörorgan 179.
— Geographische Verbreitung 183.
— Geruchsorgan 176, 179.
— Geschlechtsapparat, weiblicher 182.
— Haarkleid 173.
— Hand 178.
— Hornschuppen 173
— Magen 180.
— Magendrüsen 180.
— Milchdrüsen 174.
— Nagelbekleidung 174.
— Placenta 183.
— Schädel 175.
— Schultergürtel 178.
— Squamata 173.
— Sternum 177.
— Taxonomie 184.
— Testikel 182.
— Vorgeschichte 185.
— Wirbel 177.
— Zitze 174.
— Zunge 180.
Phyllonycterinae 154.
Phyllonycteris 153.
Phyllorhina 153.
Phyllostomatidae 153.
Phyllostomatoidea 153.
Phyllostominae 153.
Phyllostomus 149.
Phyllotillon 689.
Physeter 393.
Physeteridae 392.
Physeterinae 392.
Physeterula 404.
Pinnipedia 342.
— Auge 346.
— Clavicula 344.
— Darmkanal 347.
— Diagnose 348.
— Gebiß 346.
— Gehirn 345.
— Gehörorgan 346.
— Geographische Verbreitung 349.
— Geruchsorgan 345.
— Geschlechtsdrüsen,accessorische 348.
— Gliedmaßen 343.
— Haarkleid 342.
Pinnipedia, Leber 347.
— Lungen 347.
— Magen 347.
— Mammae 343.
— Nägel 344.
— Nasenlöcher 346.
— Nieren 348.
— Placenta 348.
— Rüssel 345.
— Schädel 344.
— Tauchvermögen 347.
— Taxonomie 349.
— Testikel 348.
— Uterus 348.
— Vorgeschichte 353.
— Wollkleid 343.
— Zitzen 343.
Pipistrellus 156.
Pithanodelphis 408.
Pithecanthropus 830.
Pithecheirus 286.
Pithecinae 793.
Pithecistes 611.
Pitheculites 796.
Pitheculus 796.
Pithecus 805.
Pitymys 285.
Pizonyx 156.
Placentalia 3.
Placoziphius 404.
Plagiaulacidae 80, 83.
Plagiaulax 83.
Plagiodontia 291.
Plagiolophus XX, XXI, 675.
Planops 231.
Planopsidae 231.
Platacanthomyidae 279.
Platacanthomys 279.
Platanista 392.
Platanistidae 392, 407.
Platanistinae 392.
Platycercomys 280.
Platygonus 554.
Platyrrhina 783, 784.
— Vorgeschichte 796.
Plecotus 157.
Plesiadapidae 125, 740.
Plesiadapis XXI, 740.
Plesiarctomys 296.
Plesiocetus 409.
Plesiomeryx XX, 625.
Plesiometacarpalia 569.
Plesippus XXII, 680.
Pleuraspidotheriide 631.
Pleuraspidotherium XXI, 631.
Pleurocoelodon 511.
Pleurolicus 277.
Pleurostylodon 511.
Pliauchenia 560.
Pliocervinae 576.
Pliohippus XXII, 680.
Pliohylobates XVIII, 831.
Pliohyrax XVIII, 437, 439.

Pliopithecus XIX, 826.
Pocket-Gopher 277.
Podabrus 72.
Podogymnura 119.
Poëbrotherium 559.
Poëphagus 592, 595.
Poiana 322.
Polycladus 577.
Polymastodon XXIV, 44, 84, 88.
Polyprotodontia 68, 70.
Pomatodelphis 407.
Pongo 822.
Pontoporia 392.
Porcula 551.
Potamochoerus 551.
Potamogale 118.
Potamogalinae 118.
Potamotherium 335.
Potorous 78.
Praeaceratherium 669.
Präriehund 275.
Prairiewolf 326.
Prepotherium 231.
Presbytis 832.
Priacodon 87.
Primates 714.
— Differential-Diagnosen 716.
Primigenius-Stamm 594.
Priodontes 217, 220.
Priodontini 220.
Prionailurus 320.
Prionodon 322.
Proboscidea 445.
— Auge 451.
— Darm 455.
— Denticuli 454.
— Dentinlamellen 454.
— Diagnose 457.
— Diaphragma 456.
— Digitellen 454.
— Ethmoturbinalia 452.
— Extremitäten 449.
— Gebiß 452.
— Gehirn 450.
— Geschlechtsapparat, weiblicher 457.
— Haarkleid 445.
— Handskelet 449.
— Hautdecke 445.
— Hufe 450.
— Klumpfüße 449.
— Lunge 456.
— Magen 455.
— Nägel 450.
— Nasengänge 448.
— Nieren 456.
— Penis 457.
— Placenta 457.
— Pleurahöhlen 456.
— Pneumatisierung der Schädelknochen 446.
— Riechwülste 452.
Proboscidea, Rüssel 451.
— Schädel 446.
— Schläfendrüse 446.
— Taxonomie 458.
— Testikel 456.
— Vorgeschichte 458.
— Wirbelsäule 448.
— Zitzen 446.
Procamelus 561.
Procapreolus 576.
Procavia 436.
Procervulus 575.
Procervus 576.
Procreodi 337.
Procynocephalus 832.
Procyon 332.
Procyonidae 318, 331.
Prodelphinus 389, 395.
Prodremotherium XX, 565.
Proechidna 41.
Proeutatus 225.
Progiraffa 598.
Proglires 124, 295.
Prohyracodon XXI, 669.
Prolagostomus 298.
Prolagus 293.
Promammalia 2.
Promerycochoerus 610.
Promylodon 233.
Pronghorn-Antilope 591.
Pronomotherium 611.
Pronothodectes 740.
Pronycticebus 741, 757.
Propachynolophus 675.
Propalaeochoerus 553.
Propalaeohoplophorus 228.
Propalaeotherium XX, XXI, 675.
Prophyseter 404.
Propithecus 737.
Propliopithecus 825.
Prorastomus 490, 502, 503.
Prorosmarus 353.
Proscalops 128.
Prosciurus 296.
Prosimiae 718.
Prosqualodon 403.
Protaceratherium 669.
Protagriochoerus 609.
Protapirus XX, 659.
Proteles 324.
Protelinae 324.
Proteodidelphyidae 91.
Proteodidelphys 80.
Proterotheriidae 696.
Protheosodon 699.
Prothylacinidae 81.
Prothylacinus 81.
Prothyracodon 664.
Protoadapis 743.
Protobradypus 235.
Protoceras XXIII, 601.
Protoceratinae 599, 600.
Protocetus atavus 396.
Protodichobune 618.
Protodonta 86.
Protogonodon 629.
Protohippus XXII, 680.
Protolabis 560.
Protomeryx 560.
Protophocaena 408.
Protoptychus 277, 297.
Protoreodon 609.
Protoryx XVIII.
Protosiren 490, 499, 503.
Protostegotherium 235.
Prototheria 2, 4, 22.
Protragelaphus XVIII.
Protungulata 626.
Protylopus 559, 561.
Protypotherium 507.
Proviverra 339.
Proviverrinae 338.
Prozaëdius 225.
Prozaglossus 42.
Psammomys 287.
Pseudaelurus 341.
Pseudailurus 317.
Pseudamphimeryx 614.
Pseudaxis 573.
Pseudochirus 77.
Pseudocreodi 338.
Pseudoïs 590.
Pseudoloris 756.
Pseudorca 394.
Pseudosciuridae 297.
Pseudosciurus 297.
Pseudostylops 515.
Psittacotherium 236.
Pteralopex 150.
Pteriptychidae 124.
Pterodon 339.
Pteromys 274.
Pteronotus 154.
Pteronura 335.
Pteropodidae 150.
Pteropodinae 150.
Pteropus 150.
Pterygistes 156.
Ptilocercinae 116.
Ptilocercus 116.
Ptilodus XXIV, 84.
Pudella 571.
Pudu 571.
Puma 319.
Putorius 333.
Pygathrix 805.
Pygeretmus 280.
Pygoderma 149.
Pyrotheria 422, 515.
Pyrotherium 515.

Q

Quadrumana 771, 818.
Quagga 657.

R

Racoon 332.
Rangifer 571.
Raphicerus 585.
Ratufa 274.
Redunca 585.
Reduncinae 585.
Region, äthiopische 8, 11.
— australische 8.
— holarktische 11, 16, 17.
— indische 8.
— nearktische 8.
— neotropische 8.
— madagassische 11, 19.
— orientalische 8, 11, 20.
— paläarktische 8.
Reh 570.
Reithrodontomys 283.
Reithronycteris 153.
Renntier 571, 577.
Rhachianectes 391.
Rhachianectidae 391.
Rhagatherium XXI, 543.
Rheithrosciurus 274.
Rhesus 802.
Rhinocerinae 671.
Rhinoceros 653, 671.
Rhinocerotidae 651, 652, 666.
Rhinocerotoidea 661.
Rhinolophidae 153.
Rhinolophoidea 152.
Rhinolophus 153, 160.
Rhinophylla 153.
Rhinopithecus 806.
Rhinopoma 149.
Rhinopomatidae 154.
Rhizomyidae 281.
Rhizomys 282.
Rhombomys 287.
Rhynchippus 508.
Rhynchocyon 117.
Rhynchocyoninae 117.
Rhynchomys 288.
Rhynchorostrinae 469.
Rhynchotherium 469.
Rhytina 495, 503.
Rhytinidae 495, 503.
Rhytiodinae 503.
Rhytiodus 503.
Rieken, gehörnte 570.
Riesenhirsche 574, 577.
Rinder 592.
Robben 349.
Rodentia 238.
— Backentaschen 257.
— Darmkanal 259.
— Diagnose 261.
— Extremitäten, hintere 247.
— Extremitäten, vordere 247.
— Fallschirm 240.
— Flughaut 240.
— Gaumenleisten 257.
Rodentia, Gebiß 254.
— Gehirn 249.
— Gehörorgan 249.
— Geographische Verbreitung 262.
— Geschlechtsdrüsen, accessorische 260.
— Haarkleid 239.
— Hautdecke 239.
— Hautdrüsen 240.
— Kehlkopf 259.
— Kieferbewegung 250.
— Leber 259.
— Lunge 259.
— Magen 258.
— Milchdrüsen 241.
— Mundhöhle 256.
— Nägel 241.
— Nagezähne 252.
— Niere 259.
— Penis 260.
— Placentation 261.
— Schädel 241.
— Schultergürtel 247.
— Schwanz 247.
— Speicheldrüsen 257.
— Springfuß 248.
— System, angewandtes 268.
— Tasthaare 240.
— Taxonomie 265.
— Testikel 259.
— Übersicht verschiedener Systeme 267.
— Uterus 261.
— Vorgeschichte 293.
— Wirbelsäule 246.
— Zahnform 255.
— Zitzenzahl 241.
— Zunge 257.
Rollschwanz-Affen 795.
Romerolagus 270.
Rotfuchs 325.
Rousettus 150.
Rucervus 573
Ruminantia 554.
Rupicapra 587.
Rupicaprinae 587.
Rusa 573, 580.
Rüsselrobben 352.
Rüsseltiere 445.

S

Saccomys 276.
Saccopteryx 155.
Saccostomus 286.
Saghatheriidae 438.
Saghatherium 439.
Sagmatias 389.
Saiga 586.
Saiginae 586.
Saimiris 795.
Salonoia 322.
Samotherium XVIII, 598.
Sanga 594.
Sanitherium 551.
Sarcolemur 618.
Sarcophilus 72.
Sarde 391.
Scaeopus 216.
Scalabrinitherium 698.
Scaldicetus 404.
Scalopus 121.
Scapanius 121.
Scaptohyus 622.
Scaptonyx 122,
Scarturus 280.
Scelidotherium 233.
Sceparnodon 92.
Schäferhund 327.
Schafe 589.
Schakal 326.
Schimpanse 811.
Schismotherium 231.
Schistomys 298.
Schizodelphis 407.
Schizotherium 688, 689.
Schläfer 278.
Schlankaffen 806.
Schöpfungscentra 10.
Schopfpavian 803.
schwanzlose Schafe 590.
Schweine 549.
Schweinsaffen 802.
Schwertfisch 394.
Scirtetes 280.
Sciuravus 296.
Sciuridae 273.
Sciurodon 297.
Sciurognathi 246.
Sciuroidea 272.
Sciuroides 297.
Sciuromorpha 267.
Sciuropterus 274.
Sciurus 273.
Sclerocalyptinae 224, 229.
Sclerocalyptus 229.
Scleropleura 220.
Scotaeops 712.
Seehund 352.
Seeotter 335.
Selenodontia 554.
— Diagnose 555.
— Übersicht der Familien 555.
Semnopithecinae 805.
Semnopithecus XVIII, 805, 832.
Shoshonius 754.
Siamanga 811.
Sicista 279.
Sicistidae 279.
Siebenschläfer 278.
Sigmodon 283.
Sigmodontinae 283.
Sika 573.
Silenus 802.

Simia 822.
Simiae 760.
Simias 806.
Simplicidentata 271.
Sinopa 339.
Sinotherium 672.
Siphneus 282.
Sirenia 479.
— Atmung 488.
— Auge 489.
— Beckengürtel 486.
— Beckenrudiment 486.
— Coecum 492.
— Darmkanal 491.
— Diagnose 494.
— Extremitäten 484.
— Femurrudiment 486.
— Gebiß 489.
— Gehirn 486.
— Gehörorgan 488.
— Geographische Verbreitung 494.
— Geruchsorgan 487.
— Geschlechtsapparat, männlicher 493.
— Haarkleid 480.
— Herz 492.
— Hornplatten 489, 491.
— Integument 480.
— Larynx 493.
— Magen 491.
— Milchdrüsen 481.
— Nasenlöcher 488.
— Nieren 493.
— Placenta 494.
— Riechfunktion 488.
— Sinushaaren 480.
— Skelet 481.
— Tauchvermögen 492.
— Taxonomie 494.
— Triturationsorgan 489.
— Uterus 494.
— Vorgeschichte 496.
— Wirbelsäule 484.
— Wundernetze 492.
— Zahnwechsel, horizontaler 489.
— Zunge 491.
Sivapithecus 827.
Sivatheriinae 599.
Sivatherium 599.
Sminthidae 279.
Sminthopsis 72.
Sminthus 279.
Smutsia 184.
Solenodon 118.
Solenodontidae 118.
Solidungula 653.
Sonorisches Übergangsgebiet 11, 15.
Sorex 120.
Soricidae 120, 127.
Soricinae 120.
Soricioidea 120.
Soriculus 120.
Sotalia 395.
Spalacidae 281.
Spalacomys 286.
Spalacotherium 86.
Spalax 281.
Sparassodonta 80, 82.
Speothos 328.
Spermophilus 274.
Spilogale 335.
Spitzmäuse 120.
Springhasen 277.
Springmäuse 280.
Squalodon 403.
Squalodontidae 403.
Stachelschwein 289.
Stathmodon 85.
Stegodon 471.
Stegotherium 225.
Stehlinius 125.
Steinbock 588.
Steinmarder 334.
Steiromys 298.
Stellersche Seekuh 495.
Steneofiber 276.
Steno 395.
Stenodelphis 392.
Stenoderma 149.
Stenoderminae 154.
Stenomylus 607.
Stenoplesictinae 332.
Stenops 739.
Stenotatus 225.
Stentor 794.
Steppenkatze 320.
Stinkdachs 301.
Stinktiere 335.
Strepsiceros 587.
Stummelaffen 806.
Stylacodontidae 128.
Stylinodon 236.
Stylinodontidae 125, 236.
Stylotherium 80.
Subhyracodon 668.
Subregion,nearktische11,16.
Subregion, paläarktische 11.
Subungulata 241, 290, 411, 421, 425.
— Systematische Übersicht der Familien usw. 425, 426.
Suidae 547.
— Taxonomie 549.
— Vorgeschichte 553.
Suinae 549.
Suoidea 545.
Suricata 323.
Sus XIX, 549.
Suslik 275.
Sylvicapra 585.
Sylvilagus 270.
Symmetrodonta 86.
Symphalangus 811.
Syndactyla 70.
Syndyoceras 600.
Synetheres 289.
Systemodon 660.

T

Tachyglossus 41.
Tachyoryctes 282.
Taeniolabis XXIV.
Talpa 121, 127.
Talpavus 127.
Talpidae 121. 127.
Talpinae 121.
Tamandua 217, 218.
Tamarao 503.
Tamias 274.
Tamiasciurus 273.
Tamiidae 274.
Tana 116.
Taphozous 155.
Tapirella 652.
Tapiridae 650, 651, 659.
Tapiroidea 659.
Tapirulus XX, XXI, 616.
Tapirus 652, 659.
Tardigrada 217, 225.
Tarpan 655.
Tarsioidea 716, 746.
— Augen 750.
— Bulla auditiva 748.
— Carpus 749.
— Clitoris 752.
— Darmkanal 751.
— Diagnose 752.
— Flexura coli 751.
— Fuß 746.
— Gebiß 750.
— Gehirn 750.
— Geruchsorgan 749, 750.
— Haarkleid 746.
— Hand 746.
— Hautdrüsen 746.
— Hoden 752.
— Nasenhöhle 749.
— Orbita 747.
— Penis 752.
— Placenta 752.
— Respirationsorgane 751.
— Schädel 747.
— Schultergürtel 749.
— Tarsus 750.
— Taxonomie 753.
— Trommelhöhle 749.
— Tympanalgegend 748.
— Uterus 752.
— Vorgeschichte 753.
— Wirbelsäule 749.
— Wundernetze 751.
— Zitzen 746.
— Zunge 751.
Tarsipes 78.
Tarsius 753.
Taschenmäuse 276.
Tatusia 219.

Taurina 592.
Taurotragus 587.
Taxidea 334.
Tayra 334.
Teilhardia 664.
Telemetacarpalia 569.
Teleoceras XXII, 669.
Teleocerinae 669.
Telmatodon 542.
Temnocyon 329.
Tephrocyon 329.
Tetonius 753, 754, 759.
Tetracerus 587.
Tetraclaenodon 674.
Tetraprotodon 547.
Teutomanis 185.
Thalarctos 331.
Theosodon 698.
Theria 4.
Theridomyidae 298.
Theridomys 298.
Theropithecus 803.
Thlaeodon 83.
Thoatherium 699.
Thomashuxleya 512.
Thomomys 277.
Thooidea 325.
Thos 326.
Thrynomyidae 292.
Thrynomys 292.
Thylacininae 72.
Thylacinus 72.
Thylacodon XXIV, 83.
Thylacoleo 76, 92.
Thylacomys 73.
Thylogale 79.
Thylomys 283.
Thyroptera 157.
Thyropterinae 155, 157.
Tianoides 694.
Tibetanischer Bär 331.
Ticholeptus 610.
Tichorhinus 670.
Tiger 319.
Tillodontia 168, 294.
Tillotherium 168.
Tinoceras 695.
Tinodon 87.
Titanomys 293.
Titanotheriidae 650, 684.
Titanotherioidea 684.
Titanotherium XXII, 685.
Tolypeutes 217, 220.
Tolypeutini 220.
Tomarctus 329.
Torfhund 326.
Torfschaf 590.
Totenkopf-Äffchen 795.
Toxodon 508, 509.
Toxodontia 507.
Toxodontidae 509.
Tragelaphinae 586.
Tragelaphus 586.
Tragulidae 504.
Traguloidea 562.
— Extremitäten 563.
— Gebiß 563.
— Haarkleid 562.
— Magen 563.
— Penis 563.
— Placenta 563.
— Schädel 562.
— Taxonomie 564.
— Vorgeschichte 564.
— Wirbelsäule 563.
— Zitzen 562.
Tragulus 564.
Trampeltier 558.
Trechomys 298.
Tremarctos 330.
Triaenops 149.
Trichechidae 351.
Trichechus 351.
Trichecodon 353.
Trichosurus 78.
Trichys 289.
Triclis 92.
Triconodon 86.
Triconodonta 86.
Triconodontidae 86.
Tricuspiodon XXI.
Triglyphus 85.
Trigodon 509.
Trigonias 668.
Trigonolestes 617.
Trigonostylopidae 515.
Trigonostylops 515.
Triisodon XXIV.
Triplopus 662.
Trituberculata 86.
Tritylodon 84, 88.
Trochictis XIX.
Troglodytes 824.
Trogontherium 276.
Tubulidentata 171, 700.
— Auge 707.
— Becken 704.
— Darmkanal 709.
— Diagnose 710.
— Fuß 705.
— Gaumenfalten 707.
— Gebiß 707.
— Gehirn 705.
— Gehörorgan 706.
— Geographische Verbreitung 711.
— Geruchsorgan 706.
— Haarkleid 701.
— Hautdrüsen 702.
— Magen 709.
— Nagelbekleidung 704.
— Nieren 710.
— Penis 710.
— Placenta 710.
— Respirationsorgane 709.
— Schädel 702.
— Talus 705.
— Taxonomie 711.
Tubulidentata, Testikel 710.
— Trommelhöhle 702.
— Tympanicum 702.
— Uterus 710.
— Vorder-Extremität 704.
— Vorgeschichte 711.
— Wirbelsäule 703.
— Zitzen 702.
— Zunge 707.
Tupaia 116.
Tupaiidae 116.
Tupaiinae 116.
Tupaiodon 125.
Tursio 389.
Tursiops 395.
Turus 588.
Tylopoda 555.
— Extremitäten 557.
— Gebiß 558.
— Haarkleid 555.
— Schädel 556.
— Taxonomie 558.
— Vorgeschichte 559.
— Wirbelsäule 557.
Typhlomys 279.
Typotheria 506.
Typotheriidae 507.
Typotherium 507.

U

Übergangsgebiet 10.
— austro-malayisches 11.
— indo-australisches 11, 20.
— mediterranes 11, 18.
— sonorisches 11, 15.
Uintanius 754, 759.
Uintatherium 694.
Ungulata 410.
— Clavicula 412.
— Fußstruktur, diplarthrale 413.
— — seriale 413.
— — taxeopode 413.
— Gebiß 416.
— Gliedmassen 410.
— Herkunft 412.
— Molaren, bunodonte 417.
— — lophodonte 417.
— — selenodonte 417.
— — selenolophodonte 417.
— — zygodonte 417.
— — Umformung 416.
— Nagelbekleidung 410.
— Terminologie der Ungulatenzähne 419.
Ure 594.
Uroderma 154.
Urogale 116.
Uromanis 184.
Uromys 287.
Uropsilus 122.
Urotrichus 122.

Ursavus XIX, 331, 340.
Ursidae 318, 329.
Ursus 330.
Urungulata 412.
Urwale 396.

V

Vampyrops 149.
Vampyrus 153.
Vellericornia 595.
Verbreitung, geographische 7.
Vermilinguia 217, 225.
Vespertiliavus 160.
Vespertilio 156.
Vespertilionidae 155
Vespertilionoidea 155.
Vesperugo 156.
Vetulus 802.
Vicugna 559.
Vielfraß 334.
Viscacia 291.
Vison 333.
Viverra 321.
Viverravinae 320, 337.
Viverravus 337.
Viverricula 321.
Viverridae 318, 320.
Viverrinae 321.
Vormela 333.
Vulpavus 338.
Vulpes 325.

W

Waldmaus 286.
Wanderratte 285.
Wanderu 802.
Wangenwülste 823.
Wapiti 573.
Wasatchia 618.
Waschbär 332.
Washakius 754, 758.
Wasserratte 285.
Wasserschwein 290.
Weißnasen 805.
Weißwal 393.
Wiesel 333.
Wildesel 656.
Wildhund 327.
Wildkatze 319.
Wildpferde 655.
Wildschafe 589.
Wisent 595.
Wolf 325.
Wollschafe 590.
Wühlmäuse 284.
Wynyardia 92.

X

Xenarthra 171, 187.
— Auge 203.
— Becken 201.
— Bronchi, Torsion d. 209.
— Clavicula 199.
— Cutisknochen 190.
— Diagnose 214.
— Drüsen, accessorische 213.
— Epitrichium 191.
— Gebiß 203.
— Gehirn 202.
— Geographische Verbreitung 215.
— Geruchsorgan 202.
— Geschlechtsapparat, weiblicher 210.
— Haaralgen 191.
— Haarkleid 191.
— Halswirbelsäule 196.
— Hautdrüsen 191.
— Hautossifikationen 188.
— Hinterextremitäten 201.
— Hornschuppen 187.
— Leber 208.
— Lunge 209.
— Magen 207.
— Nieren 210.
— Panzer 189, seine Verbindung 209.
— Parafibula 201.
— Penis 212.
— Placenta 213.
— Rückenpanzer 188.
— Rumpfwirbelsäule 196.
— Schädel 191.
— Schuppenbildung 187.
— Schwanzwirbelsäule 198.
— Sternum 198.
— Synoptische Tabelle 217.
— Taxonomie 216.
Xenarthra, Testikel, Lage der 211.
— Trommelhöhle 192, 203.
— Tympanicum 192.
— Uterus 211.
— Vorderextremität 199.
— Vorgeschichte 221.
— Zitzen 191.
— Zunge 206.
Xenogale 323.
Xenotherium 128.
Xenurus 220.
Xeridae 274.
Xeromys 287.
Xerus 274.
Xiphodon XX, 614.
Xiphodontidae 613.

Y

Yak 595.

Z

Zaëdyus 220.
Zaglossus 41.
Zahnwale 392.
Zalambdalestes 89.
Zalambdalestidae 123.
Zalambdodonta 117.
Zalophus 351.
Zapus 280.
Zarhachis 407.
Zati 802.
Zebra 657.
Zebu 594.
Zenkerella 277.
Zeuglodon 396, 398.
Zeuglodontidae 398.
Zibetkatzen 321.
Ziegen 588.
Ziesel 275.
Ziphiidae 405.
Ziphiinae 393.
Ziphiodelphis 405.
Ziphius 393.
Zoogeographie 7.
Zorilla 334.
Zwergbüffel 593.
Zwergelefanten 474.
Zwerghirsch 571.
Zwergmaus 286.
Zygolophodon 469, 470.